DULAU & Co LIMITED
FOREIGN & ENGLISH
BOOKSELLERS.
37, SOHO SQUARE, LONDON, W.

cc

2 £ 2/3
bound.
Nov, 1914

p. 33, parasitic groups not
taxonomic groups.

A. L. MELANDER
From the Library of
J. M. ALDRICH

J. M. ALDRICH
National Museum
WASHINGTON, D. C.

JMAldrich
Nov, 1914.

QL
531
P19
1909
ENT

RECHERCHES

SUR LES

DIPTÈRES A LARVES ENTOMOBIES

I. Caractères parasitiques aux points de vue biologique, éthologique et histologique,

PAR

J. PANTEL

TRAVAIL DU LABORATOIRE DE GEMERT.

(*Extrait de la Revue* « La Cellule », *t. XXVI*, 1er *fascicule.*)
Publ. 1910. Pagination exactly as in La Cellule.

(*Mémoire déposé le 1er novembre 1909.*)

SMITHSONIAN
JUL 3 1 1961
LIBRARY

RECHERCHES SUR LES DIPTÈRES A LARVES ENTOMOBIES.

I. Caractères parasitiques aux points de vue biologique, éthologique et histologique.

INTRODUCTION.

Pour justifier la forme adoptée dans nos précédentes recherches sur les larves de Diptères endoparasites (98), nous étions parti du principe que l'étude comparée d'un groupe ou d'une question générale, but dernier à atteindre, doit être préparée par un jalonnement préalable de monographies suffisamment variées. Conformément à cette idée, nous nous sommes appliqué, depuis cette première publication, à mettre à profit toutes les occasions, en vue de constituer pièce à pièce, pour le plus grand nombre possible d'espèces, un dossier d'étude assez complet. Pourtant aujourd'hui, au lieu de nous engager dans la série par trop longue de ces exposés particuliers, nous croyons préférable de tenter d'emblée une première ébauche d'étude comparée. La rapidité y gagnera et ce sera notre préoccupation constante de faire que la précision et l'objectivité des exposés n'y perdent pas trop.

Dans une série de mémoires, dont les matériaux sont déjà réunis, on examinera tout d'abord les caractères parasitiques proprement dits et ensuite, successivement, diverses questions d'anatomie ou d'histologie, dont l'intérêt déborde assez généralement le groupe directement étudié. Ces travaux d'ensemble seront clos par un dernier mémoire justificatif et documentaire, comprenant les aperçus monographiques des principales espèces.

Il serait assez inutile de déplorer les lenteurs d'un travail resté plus de douze ans sur le métier. Les difficultés inhérentes à l'identification, stade par stade, de parasites que l'on ne rencontre le plus souvent que par hasard et isolément, sont bien connues de ceux qui s'occupent de ce genre de recherches. Nous avons eu à compter de plus avec des ennuis d'un ordre autrement pénible. Des déplacements forcés de France aux Pays-Bas, puis en Espagne, devaient couper court à toute étude, même très avancée, dont l'achèvement était lié aux espèces locales, et nous pourrions dresser une longue liste de ces interruptions irrémédiables. Il est juste néanmoins de reconnaître que, par un autre côté, ces déplacements et quelques excursions temporaires qui s'y sont ajoutées ont été avantageux à nos recherches, en mettant à notre portée de nouveaux types. Les quelque 90 espèces dont il sera question dans les pages qui suivent se rapportent, à peu d'exceptions près, à 5 localités très différentes : Uclés (Espagne centrale), Vals près Le Puy (France centrale), Gemert (Brabant septentrional), S. Fiel (Portugal), Sarria (Catalogne).

Nous exprimons nos sincères remercîments aux savants Diptéristes qui nous ont aidé dans la détermination de notre matériel. Quand il s'agit d'insectes aussi difficiles que les muscides, cette détermination ne saurait avoir quelque valeur que si elle émane d'un spécialiste faisant autorité. Dans l'intérêt de notre travail, nous n'avons pas hésité à importuner directement des représentants qualifiés de la Diptérologie, en Allemagne et en France, et nous nous empressons de dire que, malgré l'état souvent très défectueux des spécimens soumis à leur contrôle, ils ont fait à nos demandes l'accueil le plus obligeant. Successivement nous avons reçu des déterminations du regretté Mik, de Vienne, de MM. P. Stein, de Genthin, E. Girschner, de Torgau, et surtout de M. J. Villeneuve, de Rambouillet. Avec l'amabilité particulière qu'il apporte dans ses relations, M. le Dr Villeneuve a ajouté à ce service celui de nous envoyer à plusieurs reprises des mouches vivantes, propres à la dissection.

Sans entreprendre de remercier individuellement tous ceux qui ont favorisé notre travail — et nous croyons en cela nous conformer au caractère d'intimité discrète des services reçus, — nous ne pouvons pas ne pas rappeler ici les noms de quelques amis qui se sont spécialement dévoués pour nous fournir du matériel.

Une chenille de la péninsule ibérique, le *Chondrostega Vandalicia* Mill., était pour nous d'un intérêt particulier, en raison de ses parasites.

Avec une inépuisable complaisance, M. le Dr Alvaro de Yendrzeyouski nous a mis à même d'en poursuivre l'exploration, après notre départ dUclés, en nous l'envoyant annuellement par lots répétés de plusieurs centaines.

Cette même chenille, avec d'autre matériel d'étude, nous a été envoyée de S. Fiel (Portugal), par notre confrère et ami le P. Tavares. Il nous est particulièrement agréable de rappeler ici le souvenir du collège de S. Fiel, où nous avons trouvé, en plus d'une charmante hospitalité, l'occasion de recueillir et d'étudier sur place quelques intéressantes espèces. La faune de S. Fiel est assurément très riche, mais beaucoup d'autres, en Portugal et ailleurs, nous paraîtraient telles si elles étaient, comme celle-là, bien étudiées.

Nous devons également beaucoup de matériaux et de déterminations à MM. L. de Joannis, de Vannes, J. de Joannis, de Paris, J. Thalhammer, de Kalocza (Hongrie).

Maison d'études philosophiques et scientifiques, S. J.
Gemert (Hollande), novembre 1909.

Chapitre I.

Caractères anatomiques et biologiques en relation avec la prise de possession de l'hôte.

A. Définition des groupes parasitiques.

De très bonne heure on a soupçonné d'abord, puis nettement reconnu chez les muscides parasites deux manières générales d'envahir leur hôte.

Réaumur (1738, T. IV, p. 358) écrivait déjà, à propos de celles qui parasitent les chenilles : » je n'ai point trouvé à la mouche fémelle une partie propre à introduire l'œuf dans le corps de la chenille, je crois qu'elle se contente de le laisser collé sur la peau, et que quelques autres mouches de la même classe y laissent un ver ».

La dissection justifia plus tard ces prévisions. Dans son remarquable travail sur les Tachinaires, v. Siebold (38) reconnut, à côté d'un groupe sûrement larvipare, l'existence de plusieurs espèces qu'il ne se croyait pas autorisé à considérer comme telles. Quelques années après, Dufour (51),

tout en attribuant à la généralité des Tachinaires proprement dits l'aptitude à expulser des larves déjà écloses, trouve dans les groupes voisins des *Phaniinæ* et des *Gymnosominæ* des espèces nettement ovipares.

L'idée s'accréditait ainsi qu'une jeune larve de mouche parasite devait s'introduire elle-même dans le corps de son hôte, soit qu'elle eut été expulsée déjà éclose de l'utérus maternel, soit qu'elle fut sortie d'un œuf collé sur la victime. Plus d'une fois même l'un des deux procédés a été perdu de vue au profit de l'autre et les Tachinaires ont été considérés comme simplement larvipares (Claus, Traité de Zoologie), ou simplement ovipares (Girard, Traité élémentaire d'Entomologie).

Mais il est manifeste que les caractères de larviparité et d'oviparité, d'ailleurs susceptibles de degrés, peuvent se combiner diversement avec d'autres circonstances, de nature très variée, et ne sauraient suffire seuls à définir la prise de possession de l'hôte. On l'a bien vu lorsque Sasaki (86), pour ne citer que cet exemple, a révélé aux zoologistes le procédé si inattendu qui met en possession de son habitat la jeune larve de l'Oudji, espèce ovipare, mais combien différente de celles qui collent leurs œufs sur les chenilles !

Pour distribuer les espèces en groupes homogènes au point de vue parasitique, il faut tenir compte de tout un ensemble de conditions du premier développement ontogénique, avant tout des caractères de l'œuf et de l'appareil femelle tant interne qu'externe, de l'incubation intra- ou extra-utérine et enfin des particularités biologiques ou éthologiques de l'introduction de la larve dans le corps de l'hôte.

Le principe de cette classification a été certainement entrevu par v. Siebold et Dufour. Ces auteurs ont effectivement mentionné des différences entre les espèces ovipares et les espèces larvipares, aussi bien pour la forme et le nombre des œufs que pour la conformation de l'utérus postérieur. Il restait à préciser les observations et à les étendre. C'est ce qui vient d'être réalisé dans une très large mesure, à la fin de l'année dernière, par Townsend, à la fois sur des Tachinaires d'Amérique, d'Europe et du Japon (08). Dans ce travail, auquel nous nous référerons fréquemment et qui constitue la plus importante publication qui existe sur le sujet, l'auteur distingue cinq modalités différentes dans la reproduction des Tachinaires :

1. Ponte sur le corps de l'hôte ;
2. Ponte sur les feuilles (dont l'hôte se nourrit);
3. Dépôt de larves sur la peau de l'hôte ;

4. Introduction de larves sous la peau de l'hôte;
5. Dépôt de larves sur les feuilles (où l'hôte doit passer).

Ce tableau paraît tout d'abord exhaustif. Néanmoins à tenir compte, non pas seulement de l'observation directe, mais aussi des indications fournies par telles particularités de l'œuf et de l'appareil reproducteur en général, à considérer l'ensemble des espèces entomobies, sans se limiter aux Tachinaires proprement dits, on est amené à distinguer un beaucoup plus grand nombre de groupes. Pour plus de rapidité, leur définition sommaire peut être proposée sous forme dichotomique dans le tableau suivant :

A. Œuf court, le rapport de ses deux axes pouvant descendre à 1.1 et n'atteignant pas 2.5; une face d'assiette nettement aplatie; chorion épais, rigide, sec à l'éclosion sur la face convexe ou dorsale, mince et collant sur la face plane ou ventrale;

B. Œuf macrotype, de dimensions variables avec la taille de la mère, mais toujours relativement considérables (527 à 935 μ); utérus postérieur ordinairement court et large, parfois long et étroit (*Thrixion*), mais toujours conformé en simple conduit de passage pour les œufs; ceux-ci collés par la mère sur le corps de l'hôte,

Groupe I [Type : *Meigenia floralis*].

B_1. Œuf microtype (187 à 408 μ), de dimensions indépendantes, dans une large mesure, de la taille de la mouche; utérus postérieur conformé en un appareil de semi-incubation où les œufs s'accumulent en très grand nombre et se développent jusqu'au voisinage de l'éclosion, très allongé à l'état gravide ou modérément allongé; œuf collé près d'éclore sur les feuilles ou déposé sur les matières dont l'hôte se nourrit et destiné à être ingéré avec elles,

Groupe II [Type : *Gonia atra*].

A_1. Œuf long, le rapport de ses axes très fréquemment supérieur à 2.5, pouvant dépasser 5; pas de face aplatie; chorion mince ou très mince, flexible;

B. Œuf non appendiculé;

C. Femelle dépourvue de pièces apicales cornées;

D. Utérus gravide en bissac, constituant un appareil d'incubation où les œufs, souvent modérément nombreux mais grands, subissent leur développement complet; ils donnent des larves particulièrement robustes, très pareilles aux asticots ordinaires,

Groupe III [Types : *Miltogramma*, *Sarcophaga*].

D_1. Utérus gravide en boudin;

E. Chorion très mince et de même épaisseur sur tout le pourtour de l'œuf; larve 1re munie d'accidents cuticulaires constituant une protection spéciale et indiquant que la pénétration dans le corps de l'hôte ne suit pas immédiatement la naissance;

F. Ovarioles ordinairement très nombreux (50-150) et multiloculaires, ce qui fournit un nombre global de germes très élevé; utérus gravide en long boudin enroulé en hélice plate, constituant un appareil d'incubation où les œufs s'accumulent transversalement et en plusieurs séries juxtaposées; larves disséminées par la mère au voisinage de l'hôte, spécialement sur ses plantes nourricières (parfois sur l'hôte?),

Groupe IV [Type : *Echinomyia fera*].

F_1. Ovarioles moins nombreux; utérus incubateur en boudin très allongé et relativement grêle (*Bigonichæta*, *Glaucophana*), ou modérément allongé et en massue; disposition des œufs régulière et transversale (*Bigonichæta*) ou longitudinale et irrégulière; larves disséminées au voisinage de l'hôte (?),

Groupe V [Type : *Bigonichæta setipennis*].

E_1. Chorion ordinairement un peu plus épais du côté dorsal; larves 1res sans accidents cuticulaires spéciaux; ovarioles modérément nombreux (15-55); utérus gravide de longueur médiocre et plus ou moins en massue, décrivant une ou deux boucles en tire-bouchon, où les œufs s'accumulent transversalement ou longitudinalement; œuf déposé par la mère prêt à éclore sur le corps de l'hôte,

Groupe VI [Type : *Cyrtophlebia ruricola*].

C_1. Femelle pourvue de pièces apicales cornées, destinées à perforer le corps de l'hôte;

D. Œuf non atténué au pôle postérieur; utérus gravide s'allongeant en un appareil intestiniforme d'incubation, dans lequel les œufs s'accumulent en une seule série transversale;

E. Un appareil de perforation du tégument de l'hôte et un instrument d'inoculation de l'œuf, distincts,

Groupe VII [Type : *Compsilura concinnata*].

E_1. Instruments de perforation et d'inoculation réunis,

Groupe VIII [Type : *Cercomyia curvicauda*].

D_1. Œuf sensiblement atténué en arrière; utérus postérieur demeurant court même à l'époque de la ponte et n'offrant pas les caractères (abondance de trachées) d'un appareil d'incubation; pièces apicales cornées de forme et de fonction variables (contention, perforation),

Groupe IX [Types : *Hyalomyia*, *Conops*,?*Ocyptera*].

B_1. Un appendice au pôle postérieur de l'œuf, constituant un support pour le collage de l'œuf; ovarioles modérément nombreux; utérus gravide intermédiaire par sa conformation entre le simple conduit de passage et l'appareil d'incubation,

Groupe X [Type : *Carcelia cheloniæ*].

La comparaison entre cette distribution et celle de Townsend se fera plus fructueusement dans l'étude individuelle des groupes. Pour le moment il suffit de remarquer en général les points suivants : la division 1 de Townsend est scindée et fournit les groupes I et X; sa division 2, maintenue telle quelle, correspond au gr. II; sa division 3, un peu modifiée dans sa caractéristique, correspond, au moins pour partie, au gr. VI; ses divisions 4 et 5 forment telles quelles les gr. VII et IV; les groupes III, VIII, IX, ne sont pas représentés dans le matériel étudié par l'auteur américain.

On ne saurait envisager ce tableau comme compréhensif de tous les Diptères à larves endoparasites. Même en acceptant comme une base suffisamment approchée l'évaluation du nombre des espèces par Brauer et Bergenstamm (94) pour les muscides, nous ne pouvons guère nous flatter d'en avoir exploré plus de 15 %. Parmi celles qui restent, beaucoup, nous en avons la confiance, prendront place très naturellement dans les groupes définis; mais d'autres, surtout parmi celles à œuf long, devront former des groupes peut-être fort différents, ou obligeront à modifier la caractéristique de ceux que nous admettons provisoirement.

Il est à peine besoin de faire observer que les groupes parasitiques ne sauraient en général coïncider avec les divisions de la systématique. Le parasitisme est le résultat d'une adaptation secondaire pouvant se présenter avec des traits communs chez des espèces éloignées (convergence), avec des traits différents chez des espèces voisines. La distribution parasitique peut néanmoins rendre service à la systématique en permettant une plus exacte

appréciation de certains caractères extérieurs, il n'est que juste de le reconnaître. En tout cas elle s'impose lorsqu'il s'agit d'étudier biologiquement et éthologiquement cette grande question du parasitisme.

B. L'appareil femelle, l'œuf et l'invasion de l'hôte dans les divers groupes parasitiques.

Groupe I. Espèces collant sur le corps de l'hôte un œuf court, macrotype.

Énumération des espèces.	Indication générale des hôtes (1).
Cistogaster globosa F.	?
Gymnosoma rotundatum L.	Hémiptères adultes *(Pentatomides).*
Meigenia floralis MEIG.	Larves phytophages de coléoptères.
» » *v. major* (GIRSCHNER)	
Nemorilla maculosa MEIG.	Chenilles, de tinéides principalement.
Parasetigena segregata RND. (2)	Chenilles
Phasia crassipennis F. (♀ = *analis* F.)	Hémiptères adultes *(Pentatomides).*
» » v. *rostrata* EGG.	
Ptychomyia selecta MEIG.	Larves de *Tenthrédinés.*
Stylogymnomyia nitens MEIG.	?
Tachina larvarum L (3)	Chenilles nombreuses.
» *rustica* FALL.	Larves de *Tenthrédinés* et chenilles.
Thrixion Halidayanum RND.	*Phasmidés* (larves et adultes).
Tricholyga major B.B.	Chenilles ?
Winthemyia 4-pustulata F.	Chenilles, entre autres celle de *Cucullia* [*Verbasci.*
?Xysta grandis EGG. (an SCHIN ?)	?
? » *semicana* EGG.	

(1) Des indications plus complètes sont renvoyées au dernier mémoire.

(2) Indiqué aussi par TOWNSEND comme déposant ses œufs sur le corps de l'hôte.

(3) D'accord avec TOWNSEND, nous tenons cette espèce pour ovipare, tandis que NIELSEN, dans son excellente thèse parue tout récemment (09), la considère comme vivipare. La divergence ne saurait tenir à l'appréciation même du caractère d'oviparité ou de larviparité et dépend par suite de la détermination de l'espèce. Ayant plus d'une fois touché du doigt le danger d'une confusion, quand il s'agit d'identifier un adulte avec une des multiples larves que peut héberger un même hôte, nous avons cru devoir soumettre la question à un nouveau contrôle. Une femelle de *T. larvarum* authentique, gracieusement mise à notre disposition par M. le Dr VILLENEUVE, ayant été ramollie dans la potasse, on a pu en extraire des œufs à terme remarquablement pareils à ceux de *Tricholyga major* B.B. et tout à fait caractéristiques du groupe.

Nous croyons, d'après quelques rapprochements qui ne permettent pas cependant une conclusion ferme, que les stigmates antérieurs attribués par l'auteur danois à son *T. larvarum*, aussi bien que l'ensemble de ses données, indiquent une espèce effectivement larvipare, du groupe IV.

Ce groupe, l'un des mieux définis et des plus homogènes au point de vue parasitique, réunit des espèces de tribus très diverses et parasitant des représentants de cinq ordres différents.

Toutes ces espèces sont normalement ovipares *sensu strictiori*. L'œuf est pondu sans avoir nécessairement séjourné dans l'utérus postérieur, celui-ci ayant la valeur d'un conduit d'évacuation, nullement celle d'un réservoir d'accumulation, ou d'un organe d'incubation. Il peut arriver toutefois qu'en l'absence des conditions favorables à la ponte, un œuf déjà descendu dans l'utérus postérieur et par suite fécondé y séjourne assez longtemps pour que l'embryon se développe. On sait que ce phénomène, découvert par v. Siebold (38) chez *Calliphora vomitoria* L., a été appelé par lui *viviparité accidentelle* (1); nous l'avons observé entre autres chez *Xysta grandis* et *Parasetigena segregata*.

L'établissement de la liste précédente — et cette remarque devra s'appliquer aux listes correspondantes des divers groupes — repose, pour quelques espèces, sur une étude biologique complète et sur la reconstitution, de l'œuf à l'œuf, de tout le cycle biologique (2). Pour d'autres, les observations sont plus lacuneuses, mais toujours nous avons relevé les caractères de l'œuf à terme et de l'ensemble de l'appareil femelle : c'est là qu'il faut chercher les principales particularités liées à la prise de possession de l'hôte et définissant par suite la modalité particulière du parasitisme.

Quelques autres espèces appartiennent à ce même groupe, d'après les données de Townsend, savoir : 3 espèces européennes (*Tricholyga grandis* Zett., *Tach. utilis* Towns., et une espèce rapportée avec doute au g. *Hemi-*

(1) C'est à tort que Henking (88) attribue à Leuckart la première observation de la viviparité accidentelle.

Ayant eu l'occasion de vérifier le phénomène chez *Calliphora vomitoria*, nous croyons pouvoir ajouter aux observations de Siebold que cette espèce expulse la jeune larve même en l'absence de toute substance apte à l'alimenter, ce qui permet la descente d'un autre œuf.

La larviparité accidentelle est une particularité biologique sans doute assez répandue. C'est ainsi que Collinge (06) est amené à l'admettre chez *Oestrus ovis* L., sous peine de ne pouvoir mettre d'accord le résultat de ses observations avec ceux de Riley.

(2) En parlant des méthodes qu'il a utilisées pour l'élevage des Tachinaires, Townsend fait ressortir que c'était là un travail tout nouveau, personne n'ayant élevé méthodiquement ces insectes depuis l'œuf jusqu'à la mouche. En réalité, ce sont surtout les dimensions des cages qui sont nouvelles. Si notre courte note sur *Meigenia floralis* (02) était tombée sous les yeux de l'auteur, il aurait pu se rendre compte que cette espèce, par exemple, a été suivie stade par stade depuis l'œuf pondu en captivité jusqu'à la mouche. Il n'est que juste d'ailleurs de reconnaître que les vastes installations du « Gipsy Moth Laboratory » et les essais de colonisation des parasites, organisés en grand par le Département d'Agriculture des États-Unis, devaient avoir, même pour la science pure, d'heureux résultats; la publication de Townsend en est une première bonne preuve.

masicera); 2 espèces représentant au Japon le *T. larvarum*, mais distinctes; 1 espèce américaine (*Tach. clisiocampæ* Towns.).

Appareil femelle, fig. 1*t* et 2*t*.

Chaque ovaire est constitué par un ensemble d'ovarioles ou gaînes supportés par des calicules, ceux-ci se réunissant entre eux successivement pour former la trompe. Nous n'avons jamais pu reconnaître l'existence d'un calice commun, à moins qu'on ne veuille donner ce nom au dernier carrefour qui résulte de la confluence des branches caliculaires.

Le nombre des ovarioles varie entre des limites très étendues, d'espèce à espèce ou même d'individu à individu, sans s'élever jamais autant que dans les autres groupes. Nous l'avons trouvé compris entre 10 (*Gymnosoma rotundatum*, *Tachina rustica*), et 30 (*Tricholyga major*). L'ovaire peut être dit *paucifolliculaire*.

Fig. 1 *t*. Ovariole du type le plus ordinaire dans le groupe I, d'après *Tricholyga major*. — 7 chambres ovocytaires, la plus âgée contenant un ovocyte mûr, sans folliculaires ni nourricières, les autres un groupe germinal de plus en plus jeune avec les folliculaires correspondantes; la 7e ne se distingue de la terminale que sous la forme d'un renflement. (Gr. : 45.)

Les ovarioles, d'autre part, sont *pauciloculaires*. Avant la descente des œufs on y compte en général 4-6 chambres ovocytaires, de contour globuleux ou ellipsoïdal, faisant suite à une chambre terminale modérément allongée. Chaque chambre comprend, comme dans l'ensemble des muscides, un »groupe germinal« complet, un ovocyte et ses cellules vitellogènes, dont le nombre, jamais visible en entier sur une seule coupe, nous a paru se rapprocher de 15. On peut donc supposer qu'il existe, chez les muscides que nous étudions, 4 divisions ovogoniales secondaires.

L'état du développement des chambres et, par suite, l'aspect général de l'ovaire, varient avec les espèces et avec l'âge de la mouche.

Dans la plupart des espèces, il ne se développe qu'un œuf ou un petit nombre d'œufs à la fois dans chaque ovaire. Dans ce cas les diverses gaînes sont dissemblables de très bonne heure, souvent dès l'éclosion de la mouche, la dernière chambre étant occupée, chez quelques-unes, par un œuf entièrement développé, fig. 1*t*, sans cellules vitellogènes, ni cellules folliculaires, et chez d'autres par un œuf ou un groupe germinal beaucoup moins avancé. Dans toutes les gaînes, d'ailleurs, les dimensions des chambres croissent régulièrement de haut en bas.

Dans un sous-groupe particulier, dont le *Thrixion* est jusqu'ici le seul représentant connu, il semble que tous les ovocytes appelés à se développer aient, dès l'éclosion de la mouche, leurs dimensions définitives, celles même des œufs pondus. Il en existe 3 dans chaque ovariole (peut-être 4 dans certains ovarioles ou chez certaines femelles), tout prêts à descendre et directement entourés par la paroi de l'ovariole, les nourricières et les folliculaires étant déjà résorbées. Ils ne sont pas exactement opposés par leurs bouts, mais empiètent plus ou moins les uns sur les autres, ce qui contribue à donner à l'ensemble de l'ovaire un aspect un peu irrégulier. Nous croyons, sans l'avoir vérifié directement, d'après des indices que nous retrouverons d'ailleurs dans d'autres groupes, que ces œufs représentent toute la portée de la mouche. Il n'existe au-dessus de cette série, dans chaque ovariole, qu'un amas assez indistinct de chambres jeunes, mal séparé de la chambre terminale, dans lequel on ne tarde pas à observer des marques de dégénérescence.

Les trompes sont des tubes minces, confluant bientôt ensemble pour constituer l'utérus antérieur, qui n'est pas sensiblement plus large, mais auquel fait suite l'utérus postérieur ou vagin, à parois beaucoup plus épaisses et de calibre beaucoup plus fort.

Cette dernière partie de l'appareil femelle se ramène, chez la grande généralité des muscides, à un tube en cœcum recevant dorsalement, près de son extrémité aveugle, les débouchés successifs de l'utérus antérieur, de l'appareil spermathécal et des glandes accessoires, FIG. 48. Dans la plupart des espèces qui nous occupent, FIG. 2*t*, *A*, *B*, il est court, droit, très large par rapport à l'utérus antérieur et à parois très épaisses, renforcées en arrière par une forte musculature spécialement affectée aux manœuvres de la ponte; les œufs n'y séjournent pas d'ordinaire et ne font qu'y passer un par un. Chez le *Thrixion*, au contraire, FIG. 2*t*, *C*, c'est un

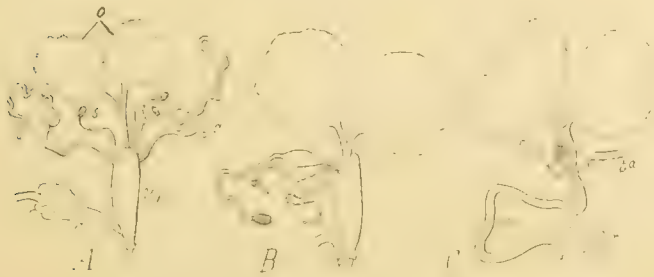


FIG. 2 *t*. Appareil femelle dans le gr. I d'après des préparations étalées; — *A*, chez *Tricholyga major* (face ventrale); — *B*, chez *Tachina rustica* (vue latérale de l'utérus); — *C*, chez *Thrixion Halidayanum* (vue dorsale). Gr. : 8.

ga, glande accessoire; — *o*, contour des ovaires; — *s*, spermathèque; — *r*, rectum; — *up*, utérus postérieur.

tube en boyau long et flexueux, à peine plus large que l'utérus antérieur; il est probable qu'à l'époque de la ponte — il ne nous a pas été possible d'examiner des femelles gravides — il s'y réunit toute une série d'œufs, placés les uns derrière les autres. Ce fait est sans doute en rapport avec la circonstance particulière, plus haut signalée, que toute la ponte de cette mouche est à terme presque en même temps et très tôt après l'éclosion. Mais il importe de remarquer que malgré son développement en longueur ce type d'utérus se présente simplement comme un conduit de passage, sans l'extrême abondance de trachées qui caractérise les réservoirs d'incubation, dont nous aurons à parler dans d'autres groupes.

Le récessus ou éperon antérieur, formé par l'extrémité aveugle, bien visible sur les coupes sagittales et chez certaines espèces, FIG. **48**, *c*, assez visible sur les vues *in toto* de profil, FIG. **2***t*, *B* (où il a été intentionnellement exagéré), est souvent à peine marqué et difficile à préparer, ainsi que le remarque BRUEL (97), à cause de la puissante musculature qui l'entoure.

Les spermathèques, » orbicelles « de DUFOUR [1], sont au nombre de trois (la plupart des espèces), ou réduites à une seule (*Tachina rustica*). Leur capsule chitineuse ou *intima* est un peu variable suivant les espèces, pour la forme, la teinte, la grosseur; elle est le plus souvent ovoïde ou piriforme, d'apparence nue à la loupe, vu la ténuité de la couche matricielle, ou logée dans un paquet régulier ou irrégulier d'apparence adipeuse (*Trich. major*, FIG. **2***t*, *A*) (2). Le pédoncule tubuleux qui relie la capsule à l'utérus est le plus souvent mince dans sa région proximale et plus ou moins élargi distalement, avant son débouché. La dilatation est particulièrement remarquable chez *T. rustica*, FIG. **2***t*, *B*, où le conduit prend visiblement la signification d'un réservoir spermatique supplémentaire. Les trois pédoncules, dans le cas d'une triple spermathèque, débouchent à un même niveau et souvent, à ce qu'il nous a paru, après une confluence plus ou moins complète que nous n'avons pas cherché à constater, il est vrai, dans le groupe actuel.

Les glandes accessoires sont des cœcums de longueur très variable suivant les espèces, très longs (*Trich. major*), ou très courts (*Thrixion*), s'atténuant plus ou moins sensiblement en un pédoncule tubuleux filiforme avant de déboucher dans l'utérus. Leur extrémité aveugle est tantôt libre, tantôt

(1) D'après HOLMGREN (04, p. 446), ce terme aurait été appliqué aux *glandes accessoires* (qui étaient pour DUFOUR des réservoirs sébifiques et séminaux), mais ce ne peut être là qu'un *lapsus;* le texte et les figures de DUFOUR sont très clairs.

(2) Le revêtement adipeux est indiqué, autour des trois permathèques, par un contour pointillé.

rattachée à la base de l'ovaire par des trachées [1]. Leur débouché se trouve à un même niveau, en dehors et en arrière par rapport à celui de l'appareil spermathécal.

Au point de vue histologique, les spermathèques et les glandes accessoires ont un caractère commun déjà signalé par BRUEL chez *Calliphora* et que l'on retrouve très communément même chez des insectes d'autres ordres : les cellules de l'épithélium chitinogène ordinaire y sont mêlées à de grandes cellules glandulaires à vésicule collectrice et à canal évacuateur intracellulaires, celui-ci allant s'ouvrir à travers l'armature chitineuse dans le lumen de l'organe. Les FIG. **49** et **50**, empruntées à un représentant du groupe VI (*Compsilura concinnata*) donnent une idée de cette disposition et permettent d'ajouter quelques remarques très générales, relativement à l'état comparatif des deux sortes d'organes chez les muscides.

Dans la spermathèque, la couche épithélio-glandulaire est relativement mince et l'armature chitineuse interne, ou *intima*, épaisse. La vésicule collectrice, dans les cellules glandulaires, est modérément développée, de teinte assez sombre; elle offre une zone périphérique diversement structurée suivant les espèces (vaguement radiée chez *Compsilura*) et une zone centrale d'où part un canal excréteur non visible sur les cellules dessinées. Ce canalicule, dont la paroi est assez fortement chitinisée, ne se laisse pas poursuivre, dans nos préparations, jusqu'à l'*intima*, mais celle-ci présente de nombreux pertuis, *p*, FIG. **50**, bien visibles surtout sur les vues de face, beaucoup plus nombreux que les cellules. Cette circonstance tendrait à faire supposer que celles-ci écoulent leur produit de sécrétion par plusieurs pores.

Dans la glande accessoire les cellules sécrétantes sont plus grandes; leur vésicule collectrice atteint des dimensions énormes et prend souvent l'aspect d'une cavité globuleuse à contenu hyalin. Le noyau est repoussé excentriquement en dehors et le canal excréteur se retrouve souvent au pôle de la vésicule qui avoisine la lumière de la glande sous la forme d'un tube, *ce*, FIG. **49**, faisant suite à une sorte de pavillon. Sur le vivant et *in toto* ces vésicules collectrices apparaissent comme des boules brillantes, donnant à l'organe un aspect particulier.

---

[1] BRUEL ne se prononce pas catégoriquement sur la nature de cette liaison chez *Calliphora*, mais parle d'une partie terminale mince, courte, où peuvent se prolonger la couche externe et la couche interne de la zone glandulaire. Nous avons toujours vu dans nos espèces que le principal, sinon le tout de ce tractus est trachéen. Il peut y avoir aussi un ruban musculaire, comme cela est d'ailleurs fréquent dans les attaches interviscérales, chez les insectes, mais la couche interne de la couche glandulaire (intima?) n'y intervient pas.

Nous nous abstiendrons de longs rapprochements avec d'autres descriptions de l'utérus postérieur et de ses annexes chez les muscides. Nous devons néanmoins constater que nos résultats, tout à fait d'accord avec ceux de Bruel (97), offrent de radicales différences par rapport à ceux de Lowne (90-95).

Différences, avant tout, d'interprétation générale des glandes accessoires. Ces organes sont devenus pour le savant monographe de la mouche bleue des *parovaria*, les vrais organes formateurs des ovules. Cette idée, visiblement chère à son auteur et sur laquelle il est revenu à diverses reprises, irait à bouleverser nos connaissances les plus positives sur l'appareil femelle des Insectes en général. Bruel a montré qu'elle ne pouvait s'appuyer que sur des préparations insuffisantes et sur une interprétation inexacte de la vésicule collectrice dont il est question ci-dessus. Nous ajouterons que la communication de l'extrémité antérieure de la glande avec la base de l'ovaire, indispensable dans l'hypothèse de Lowne, n'existe pas (beaucoup d'espèces), ou est réduite à une attache trachéenne.

Différences, aussi, de rapports topographiques. Lowne, et ce point encore a été justement critiqué par Bruel, fait déboucher ses *parovaria* bien en avant des spermathèques. Berlese (09), qui reproduit sa fig. 95 (du texte) dans son excellent traité *Gli Insetti* en cours de publication, en rectifie la légende pour ce qui est du nom *parovaria*, justement remplacé par celui de « ghiandola accessoria »; la mesure, toutefois, est encore insuffisante, et c'est toute la figure qui est inexacte, comme l'a montré Bruel et comme le confirment nos propres recherches.

Si les idées de Lowne surprennent par leur nouveauté injustifiée, on trouve par contre des publications où l'on remarque, par rapport à des idées anciennes, une trop grande fidélité. C'est ainsi que pour Marchand (96) les spermathèques d'*Echinomyia fera* sont encore des *glandes sébifiques* de Dufour et les glandes accessoires, des réservoirs séminaux.

Il n'existe, dans le groupe d'espèces qui nous occupe, aucun organe externe qui puisse faire songer à des manœuvres particulières de la ponte. Chez le plus grand nombre, la plaque sous-génitale, ou dernier ventrite visible au repos, est une simple lame chitinisée, de forme plus ou moins triangulaire, et les valvules anales se présentent comme de simples tubercules poilus. Chez *Cistogaster* et *Gymnosoma*, la plaque s. g. est en forme de selle turque et apte, en jouant de haut en bas, à agir comme un harpon. Les valvules anales sont en même temps assez cornées et spatuliformes. Il se

pourrait que ces divers accessoires interviennent de quelque manière lors de la ponte. Pourtant les œufs de *Gymnosoma*, que nous avons souvent observés sur divers Hémiptères, étaient simplement collés sur un endroit quelconque du corps, comme ceux des autres espèces du groupe.

Régulièrement les œufs sont expulsés au fur et à mesure qu'ils descendent des ovaires. Jamais nous n'en avons rencontré plus d'un dans l'utérus postérieur, en pleine période de ponte, tandis qu'il est fréquent d'en voir plusieurs dans les trompes et dans l'utérus antérieur. Cela n'empêche pas que la mouche ne puisse pondre de suite plusieurs œufs, comme nous l'avons observé chez *Meigenia floralis*. Cette circonstance montre que la descente des œufs, à partir des ovarioles, et l'acte capital de leur imprégnation, sous le débouché des spermathèques, peuvent se faire avec une grande rapidité.

Inutile d'ajouter que des réflexes, admirablement combinés, gouvernent l'ensemble de ces mouvements. La descente dans la chambre d'imprégnation paraît être normalement inhibée jusqu'au moment favorable, probablement jusqu'à un déclenchement psycho-réflexe provoqué peut-être par la vue d'un hôte approprié. Dans un appareil femelle rapidement extirpé et examiné vivant dans l'eau salé, on peut surprendre parfois la descente d'un œuf et constater qu'en effet, après avoir parcouru assez lentement et sans secousses la trompe et l'utérus antérieur, il est quelquefois arrêté par une contraction brusque, au moment de tomber dans la chambre d'imprégnation.

Nous croyons devoir considérer comme exceptionnels les cas où l'œuf séjourne dans cette chambre, jusqu'au développement plus ou moins avancé de l'embryon.

Œuf, FIG. 1-6.

L'œuf présente dans ce groupe un ensemble de traits qu'on ne trouve jamais réunis dans un autre et qui suffiraient, même indépendamment de l'appareil femelle, à caractériser une espèce de celui-ci.

Ses dimensions absolues, qui déterminent manifestement la taille et la robustesse de la jeune larve, sont considérables, et ce caractère déjà est en rapport avec la prise de possession de l'hôte : plus petite et plus grêle, la larve naissante serait moins apte au travail qu'elle devra effectuer pour perforer un tégument pouvant être fortement chitinisé.

On y distingue un côté convexe ou légèrement déprimé (*Gymnosoma*) et un côté aplani, celui-ci définissant d'avance la surface de contact avec le corps de l'hôte, lors de la ponte, en même temps que la face ventrale de l'embryon, au moment de l'éclosion. Ce côté aplani ou ventral est adhésif, au moment de la ponte.

Le contour latéral est elliptique ou ovale, le pôle antérieur ou micropylaire étant un peu plus pointu que le pôle postérieur. La largeur est toujours considérable par rapport à la longueur, le rapport de ces deux dimensions se rapprochant assez de l'unité, dans le cas de *Gymnosoma rotundatum*, pour que Dufour ait pu décrire l'œuf de cette espèce comme hémisphérique. Plus généralement, pourtant, ce rapport s'élève sensiblement et peut dépasser 2 (*Meigenia floralis*, *Thrixion Halidayanum*).

La face dorsale se raccorde à la face ventrale de diverses manières : insensiblement et sans accidents autres que les inégalités de la face aplanie, devenue collante (*Tricholyga*); par l'intermédiaire d'une arête plus ou moins émoussée (*Gymnosoma*); par celui d'une arête laminaire et enroulée (*Nemorilla*) ou plane (*Winthemyia*).

L'épaisseur de la coque ou chorion, considérable surtout dorsalement et sur les côtés, est particulièrement caractéristique, et en rapport manifeste avec les conditions du développement embryonnaire, qui est tout entier extra-utérin, et avec celles de la ponte, qui a lieu en un point quelconque du corps de l'hôte : l'œuf se trouve ainsi exposé à des frottements et à des compressions qui, sans une protection aussi efficace, eussent compromis l'existence de l'embryon (1).

La face dorsale est généralement plus sombre, surtout à frais, que la face ventrale (*Gymnosoma*, *Tricholyga*), délicatement pointillée et ornée d'un polygonage en général peu visible, manquant tout à fait par places. Le dessous a un aspect plus lisse, sans fines granulations ni polygonage et offre seulement des inégalités irrégulières, quand la couche collante a une forte épaisseur.

Le micropyle occupe toujours le pôle antérieur, ce pôle étant défini par la situation de l'œuf dans les ovarioles et celle de la larve au moment où elle devient reconnaissable par transparence; mais il peut être tout à fait terminal (*Gymnosoma*), ou sensiblement dorsal (*Winthemyia*), ou au contraire ventral (certains exemplaires de *Gymnosoma*). Il consiste en un per-

(1) A frais, l'épaisseur du côté ventral peut être plus grande que celle du côté dorsal, à cause du gonflement qui affecte la couche adhésive.

tuis simple ou double, occupant le centre d'une rosace de crêtes arquées ou en lignes brisées, qui remplacent dans la région micropylaire le polygonage ordinaire. Les aréoles constitutives de cette rosace sont beaucoup plus petites que celles du polygonage général, et l'observation des coupes établit que les cellules chorionigènes sont moins affaissées dans la région micropylaire et par suite demeurent plus étroites qu'en dehors de cette région. Le contour et la grandeur des divers éléments de la rosace n'ont d'ailleurs rien de stéréotypé : le type général demeure, dans une espèce donnée, mais comporte d'assez grandes variations individuelles.

Lorsque nous avons pu examiner l'œuf bien frais, au moment même de son expulsion, ou après l'avoir extrait des organes maternels, nous avons souvent observé au-dessus du micropyle un amas d'aspect mucilagineux, en forme de cône tronqué ou émoussé, que nous retrouverons avec des caractères plus marqués dans d'autres groupes, et que nous étudierons parmi les questions générales dans un IIe mémoire, sous le nom de *conducteur micropylaire (Meigenia floralis, Thrixion Halidayanum).*

Enfin, et ce détail est ici d'une grande importance, étant lié à la fois à la nécessité d'une grande résistance mécanique, dans un œuf à incubation toute externe, et à celle des échanges gazeux, il existe sur le côté supérieur des *cryptes respiratoires*, diversement conformés et diversement distribués, FIG. **1**, **2**, **4**, **5**, dont nous renvoyons aussi l'étude détaillée.

Eclosion et pénétration de la larve dans le corps de l'hôte, per perforation primaire du tégument.

L'œuf est tellement placé dans l'oviscapte, au moment de la ponte, que sa face ventrale, rendue adhésive par un mécanisme sur lequel nous aurons à revenir, vient d'elle-même en contact avec le corps de l'hôte sur lequel s'est posée la mouche, et y adhère. Aucune place n'est choisie, ce semble, de préférence à d'autres : on trouve des chenilles portant des œufs de *Tricholyga major* sur la tête ou sur les pattes aussi bien que sur les anneaux du corps; les pentatomes reçoivent des œufs de *Gymnosoma* sur les parties de leur tégument les plus dures, au-dessus de la tête, du pronotum ou du prosternum. La victime ainsi menacée d'infection ne fait rien pour se protéger en se débarrassant de l'œuf, même quand celui-ci adhère peu et la gêne d'ailleurs visiblement, comme lorsqu'il s'agit d'une chenille ayant un œuf de *Tricholyga* à l'extrémité d'une fausse patte.

L'éclosion a lieu d'après un double type.

Chez un certain nombre d'espèces la coquille peut être dite *déhiscente*. Elle s'entrouvre en avant, à la manière d'un fruit bivalve, suivant une ligne de moindre résistance, qui sépare la partie dorsale de la partie ventrale. Cette ligne peut mourir simplement sans ce boucler (*Winthemyia*), ou décrire vers l'intérieur une boucle arrondie qui nous a présenté une véritable uniformité d'allure chez *Tricholyga major*, FIG. 3.

La petite larve, dont les efforts ont provoqué l'éclatement de la coquille, ne l'abandonne pourtant pas aussitôt; elle projette seulement en dehors son extrémité antérieure et attaque de son armure buccale le tégument de l'hôte, tantôt immédiatement en avant de la valve inférieure, tantôt un peu par côté, et ce n'est que successivement, à mesure que le forage avance, qu'elle abandonne sa coque protectrice. Le trou peut empiéter plus ou moins sur la valve inférieure et affecter la forme d'une large boutonnière. C'est le cas chez *Winthemyia* et *Tricholyga*, dont l'armure, dentée en scie en dessus, paraît être manœuvrée d'avant en arrière. Aussi peut-on constater sur les coquilles vides que la valve inférieure est fendue longitudinalement, FIG. 6, comme si la déhiscence s'était faite suivant une ligne en T.

Dans d'autres espèces la coquille est indéhiscente; la petite larve ne la fait pas éclater, mais la perfore du côté ventral, au niveau de son armure buccale, pour atteindre immédiatement par dessous le tégument de l'hôte, FIG. 7, 8, 91. L'armure buccale, dans ce cas, est en général plus robuste, dépourvue de dents, et paraît agir principalement par des rotations ou des déplacements alternatifs latéraux (*Gymnosoma*, *Thrixion*, *Meigenia*).

Telles sont les manœuvres régulières et typiques. Exceptionnellement la petite larve peut sortir de la coquille, que celle-ci éclate ou soit perforée, et, au lieu de pénétrer sur place, aller choisir ailleurs un point d'entrée plus à sa convenance (*Thrixion*, *Winthemyia*).

L'opération du forage chez *Winthemyia*, où nous avons pu l'observer sous la loupe, est complète en quelques heures, 4 environ. La chenille pendant ce temps demeurait immobile, dans le cas observé, sans donner le moindre signe d'excitation. Faut-il penser que, tandis qu'il pousse l'instrument perforateur, le parasite le lubrifie avec une sécrétion anesthésique?

Ce n'est pas seulement l'anesthésie des terminaisons sensitives de l'hôte, c'est aussi le ramollissement de son tégument que l'on voudrait pouvoir constater, tant la surprise est grande à l'idée des résistances dont

la larve naissante doit triompher; on peut apprécier par les FIG. 7, 8, 91, le travail qu'il lui faut accomplir. Dans le cas du *Thrixion*, nous avons cru pouvoir supposer une action chimique de la sécrétion salivaire et cette vue nous paraît conserver sa vraisemblance, puisqu'elle repose sur l'observation très nette de taches de rubéfaction autour du trou d'entrée. Pour les autres espèces nous n'avons rien observé de semblable. Peut-être serait-on fondé à voir le résultat d'une action à la fois chimique et mécanique dans l'état de la cuticule du *Crioceris*, FIG. 91, que l'on voit en même temps gonflée et comme délaminée dans le sens de la pénétration du parasite. Mais cet aspect feuilleté peut bien être dû à une dislocation simplement mécanique des strates cuticulaires, dislocation qui semble ne s'être pas produite, ou avoir été temporaire, dans le cas du *Piezodorus* perforé par le *Gymnosoma*, FIG. 8.

Quelque insignifiant qu'il puisse paraître au premier aspect, le type d'éclosion semble commander la première manière d'être du parasite dans le corps de son hôte.

Dans le cas de la coque déhiscente, le trou d'entrée de la larve s'ouvre librement dans l'air, à côté de cette coque vide, et peut servir de soupirail respiratoire définitif. Aussi trouve-t-on dans toutes les espèces explorées que le parasite s'y fixe dès cette première période (*Ptychomyia selecta*, *Tricholyga major*, *Winthemyia 4-pustulata*). La petite larve obture d'ailleurs, à chaque instant, le tunnel qu'elle habite et aucune hémorragie ne se produit.

Dans le cas de l'œuf indéhiscent, le trou d'entrée s'ouvre dans la coquille, non dans l'air, et cette circonstance gênerait les échanges gazeux quand ils deviendront plus actifs, au moment de la croissance. La larve semble en avoir le pressentiment et se laisse tomber parmi les viscères de son hôte, sauf à s'installer plus tard dans un lieu d'élection et à y ouvrir un soupirail. En attendant, le trou d'entrée demeurant libre, une gouttelette d'hémolymphe l'envahit et remplit même la coquille où elle se coagule bientôt, en lui communiquant une teinte particulière. Cette circonstance permet de distinguer à leur simple aspect les coquilles vides de *Meigenia floralis*, p. ex., et dénonce extérieurement la pénétration de la larve.

Nous terminerons ce paragraphe par quelques remarques sur la membrane vitelline.

Cette membrane demeure, comme on sait, dans la coquille, après l'éclosion, sous la forme d'une pellicule généralement très chiffonnée. Son exuviation a-t-elle chez les muscides, comme il semble que ce soit le cas chez d'autres insectes, la signification d'une mue proprement dite? Il ne

semble pas que cette question ait été directement examinée; nous rapporterons ici quelques particularités qui semblent la résoudre affirmativement, pour *Meigenia floralis*.

Dans les cas où la larve a été saisie par le fixateur dans l'acte même de la pénétration, comme FIG. 7 et 91, on peut observer que son arrière-train est entouré à distance par la membrane vitelline, l'intervalle étant occupé par un liquide coagulé. Celui-ci n'est pas du sang de l'hôte, qui aurait rempli la coquille et montrerait des amibocytes. Ce ne peut être que du liquide ecdysique sécrété par l'épiderme chitinogène, comme dans une mue proprement dite [1].

On peut dire, par suite, que pour les muscides il existe une mue contemporaine de l'éclosion, mais bien distincte de ce phénomène. Nous continuerons, toutefois, à en faire abstraction, avec la généralité des auteurs, pour ne compter que les mues survenues durant la vie larvaire proprement dite.

Groupe II. Espèces déposant sur les aliments de l'hôte des œufs microtypes contenant un embryon très avancé et destinés à être avalés.

Énumération des espèces.	Indication générale des hôtes.
Baumhaueria goniæformis MEIG.	Chenilles de Noctuelles.
Ceromasia rufipes B.B. (= *vicinalis* PAND.)	Forficules.
Cnephalia bisetosa B.B.	Chenilles de Noctuelles, etc.
[*Crossocosmia (Ugimyia) sericariæ* CORN. (Oudji).]	
Frontina laeta MEIG.	Chenilles *(Smerinthus)*.
Gonia atra MEIG.	Chenilles ?
» *divisa* MEIG.	
» *ornata* MEIG.	
Masicera sylvatica FALL.	Chenilles assez nombreuses.
Myxexorista libatrix B.B.	»
» *pexops* B.B.	?
Spallanzania Hebes RND.	?
Sturmia pupiphaga RND.	Chenilles.
» *scutellata* RND.	»
Tach. V. (?)	Chenille de *Chondrostega Vandalicia* MILL.

[1] Nous l'avons appelé *ostracolymphe* (98) en nous référant à la terminologie de HUXLEY. Peut-être faudrait-il préférer à ce nom celui d'*entomolymphe*, qui aurait l'avantage d'éliminer au profit de la clarté toute allusion à un autre groupe d'arthropodes.

Nous groupons tous ces Tachinaires autour d'un type parasitique des plus curieux, le *Crossocosmia sericariæ* Corn., dont on doit l'étude à Sasaki, et qui est demeuré unique jusqu'à la récente publication de Townsend. La dernière espèce n'ayant pu être obtenue adulte, mais offrant à l'état de larve 1re une des particularités biologiques que l'on peut considérer comme liées au caractère microtype de l'œuf, celle de se loger temporairement dans un ganglion nerveux de l'hôte, nous l'y maintenons avec un point de doute, en la désignant provisoirement par les initiales *Tach. V.* (*Tachina Vandaliciæ*).

Cette liste doit être complétée par celle de Townsend, qui évalue à 19 le nombre des espèces se comportant comme l'Oudji. Parmi celles qu'il a observées, nous relevons *Myxexorista* (*Zenillia*) *libatrix* et *Sturmia* (*Blepharipa*) *scutellata*, qui figurent aussi dans notre matériel.

Il s'agit d'espèces ovipares, mais pondant des œufs très petits, déjà parvenus au terme du développement embryonnaire, que l'hôte avale avec ses aliments et qui éclosent dans son intestin. La mouche doit donc posséder un organe d'incubation et l'hôte se nourrir de substances solides assez grossièrement divisées, les fragments dépassant ou égalant tout au plus la grosseur d'un œuf.

Sasaki (86) a considéré l'Oudji comme simplement ovipare, sans indiquer le degré de développement des œufs au moment de la ponte. Cependant le dessin qu'il donne de l'utérus postérieur, bien qu'il se rapporte à l'état de non-gravidité, montre suffisamment qu'il est conformé en organe d'incubation.

Dufour (51) tient le *Gonia* (*Spallanzania*) *Hebes* pour *vivipare*, et Holmgren (04) répète après lui cette assertion. Nous nous abstiendrons de décider si, accidentellement, des éclosions peuvent avoir lieu dans l'organe maternel; toujours est-il que pour *Spallanzania Hebes* comme pour les 3 *Gonia* ci-dessus mentionnés, l'éclosion n'a lieu normalement que dans l'intestin de l'hôte.

L'indication de Brauer (83) que les *Gonia* parasitent des Apiaires n'est sûrement pas acceptable dans sa généralité, puisque les 3 espèces ci-dessus mentionnées sont visiblement conformées pour infester des chenilles — nous verrons même plus loin que la parasitation de plusieurs espèces de chenilles par les œufs de *Gonia atra* a pu être réalisée expérimentalement; — ce fait paraît déjà suffisant pour que le parasitisme de vrais *Gonia* chez des Mellifères ait besoin d'être rigoureusement vérifié.

Appareil femelle, FIG. 3*t* et 4*t*.

L'ovaire est multi- ou paucifolliculaire : le nombre des ovarioles dépasse 80 dans certaines espèces (sous-groupe de *Gonia atra*), ou tombe à 20 ou 15 dans d'autres (sous-groupe de *Frontina læta*).

Les ovarioles, en tout cas, sont multiloculaires et portent plusieurs œufs simultanément développés, les autres chambres décroissant régulièrement de bas en haut, FIG. 3*t*. Dans de telles conditions, il semble que la période de la ponte puisse se prolonger longtemps, de nouveaux œufs se développant sans discontinuité, tandis que les plus anciens mûrissent et sont expulsés. Mais il existe aussi des espèces qui présentent dans ce groupe la particularité que nous avons relevée chez *Thrixion* dans le précédent : dès l'éclosion de la mouche, toute une série d'œufs à terme se montrent dans les ovarioles et au-dessus de cette série on n'observe qu'une chambre jeune plus ou moins distincte, puis la chambre terminale. Tel est le cas de *Ceromasia rufipes*. Il s'agit là d'espèces particulièrement précoces, qui mûrissent d'un coup toute leur portée. Au rapport d'OSTEN SACKEN (87), PORTSCHINSKI a émis cette idée que, chez *Calliphora erythrocephala* il ne se développe qu'un œuf dans chaque ovariole. Ce fait n'est certainement pas général, mais il semble bien que chez certaines espèces l'ovogenèse soit limitée, et de très bonne heure.

FIG. 3*t*. Ovariole dans le gr. II, d'après *Myxexorista libatrix*, quelques jours après l'éclosion. (Gr. : 45.)

L'ensemble des ovarioles constitue un paquet de forme presque globuleuse, très volumineux même chez les femelles en gestation, nouvel indice du développement successif de nouveaux œufs, FIG. 4*t*, *A*.

Les trompes et l'utérus antérieur sont des conduits étroits, que l'on trouve parfois occupés par un chapelet d'œufs en voie de descendre.

L'utérus postérieur, toujours sous forme de conduit incomparablement plus large que l'utérus antérieur, toujours allongé et dans un grand nombre de cas très allongé, fonctionne comme organe incubateur. Nous désignerons ainsi l'organe décrit par DUFOUR dans d'autres espèces sous les nom de « réservoir ovo-larvigère » et caractérisé pour lui par le fait qu'on y trouve en grand nombre des œufs, d'abord, et plus tard des larves écloses. En réalité, la présence d'un contenu n'est pas nécessaire pour reconnaître un organe

destiné à retenir les œufs jusqu'à leur développement complet et à leur éclosion (*organe incubateur*), ou jusqu'à leur développement presque complet (*organe semi-incubateur*). Un organe de cette nature est caractérisé par l'extrême abondance des trachées qui le desservent sur tout son parcours et qui, dans le cas surtout de non-gravidité, avant que la paroi ne soit distendue, forment un fouillis inextricable. Cette trachéisation n'a rien de commun avec celle d'un utérus servant au simple passage des œufs et est visiblement destinée beaucoup moins aux échanges gazeux de la paroi même qu'à ceux des embryons.

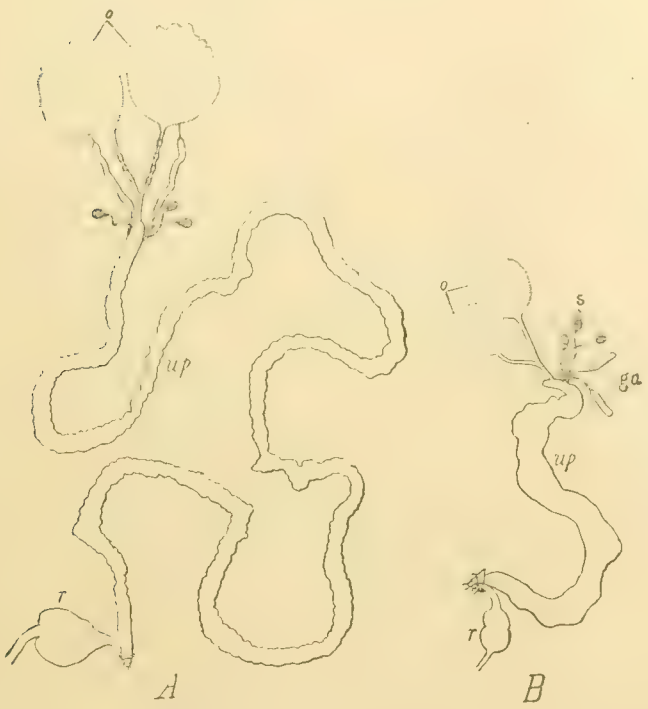


Fig. 4 *t*. Appareil femelle dans le gr. II, d'après des préparations étalées : — *A*, chez *Gonia atra* (vue ventrale); — *B*, chez *Myxexorista pexops* (vue latérale). Gr. : 8.

Même légende que fig. 2 *t*. Dans *A*, les glandes accessoires sont rattachées à la base de l'ovaire correspondant et les trompes contiennent une série d'œufs plus petits que les spermathèques, en voie de descendre.

A considérer les caractères définitifs de l'utérus postérieur gravide, on trouve des différences qui permettent de distribuer les espèces en 3 sous-groupes. Chez les plus prolifiques, l'organe affecte la forme d'un très long tube intestiniforme, dont les anses irrégulières remplissent la cavité abdominale (*Gonia atra*, *divisa*, *ornata*, *Cnephalia bisetosa*) [1]. Chez d'autres, moins prolifiques, il est sensiblement moins long et tend à former une spirale à tours inégaux (*Masicera sylvatica*, *Myxexorista libatrix*, *Spallanzania hebes*, *Sturmia scutellata*). Enfin, chez les espèces qui produisent le moins de germes, il a une longueur encore plus réduite et ne décrit qu'une ou

[1] Le nombre des œufs qui s'accumulent dans le long utérus incubateur chez ces espèces est très élevé, du même ordre de grandeur que chez l'Oudji, où Sasaki l'estime voisin de 5000.

deux boucles (*Baumhaueria goniæformis*, *Frontina læta*, *Myxexorista pexops*). Les deux types extrêmes sont représentés, FIG. 4*t*, *A* et *B*, d'après des préparations où l'on n'a pas cherché à conserver l'attitude, ni les rapports naturels.

Dans tous les cas, les œufs s'empilent sans ordre dans l'organe incubateur et déterminent sur les parois des bosselures irrégulières. Des contractions locales de la musculature peuvent les chasser de certaines régions et les amonceler dans d'autres, qui se dilatent en simulant des poches, FIG. 4*t*, *B*. L'éperon préspermathécal conserve une largeur plus réduite.

Avant la descente des œufs, l'utérus postérieur est très court relativement à sa longueur subséquente et souvent comme perdu dans un lacis de trachées.

Il existe trois spermathèques, à pédoncule généralement assez long et grêle, à capsule chitineuse d'apparence nue, de forme globuleuse, ovale, biconique ou turbinée, de dimensions relativement très grandes chez quelques espèces (*Cnephalia bisetosa*, *Gonia hebes*, *Gonia sp.*).

Les glandes accessoires sont le plus souvent d'un type court, rattachées à la base des ovaires ou libres.

Il n'existe à l'extrémité de l'oviscapte aucun accessoire qui paraisse indiquer des manœuvres spéciales dans l'acte de la ponte. La plaque sous-génitale est assez grande, cymbiforme, robuste, et dépasse en général les pièces anales qui, au repos, s'appliquent sur elle.

Œuf, FIG. 9-16.

Comme dans le groupe précédent, l'œuf possède une face dorsale convexe et une face ventrale aplatie, raccordées suivant un contour latéral ovale. Il est blanc au moment de la descente des ovarioles, mais devient bicolore durant son lent trajet de haut en bas de l'utérus postérieur, c'est-à-dire durant l'incubation, la face dorsale prenant une teinte brune d'abord, puis noire ou gris ardoisé, tandis que la face inférieure demeure blanchâtre.

Ses dimensions, strictement commandées par le mécanisme d'invasion de l'hôte, sont beaucoup plus petites que dans le groupe I, ainsi qu'il ressort du rapprochement des séries de FIG. 9-16, 1-6, dessinées au même grossissement. La différence devient particulièrement frappante quand on compare entre eux l'œuf d'une très grosse espèce du groupe II, de *Gonia atra*, p. ex., FIG. 13, et celui d'une mouche incomparablement plus petite du

groupe I, telle que *Meigenia floralis*, FIG. 5. Les dimensions absolues que nous avons relevées varient entre 107 μ (*Ceromasia rufipes*) et 408 μ (*Baumhaueria goniæformis*) pour le grand axe, 102 et 238 (mêmes espèces) pour le petit. Les rapports des deux axes sont compris entre 1,27 (*Sturmia*) et 2,1 (*Myxexorista pexops*). Les différences dans ces rapports, d'où résultent des formes plus allongées ou plus orbiculaires, ne nous paraissent pas avoir une grande importance. Celles entre la taille, symbolisées surtout par le grand axe, en ont sans doute davantage, et peuvent servir à distinguer deux sous-groupes : sous-groupe 1, caractérisé par des œufs particulièrement petits (187-270 μ), noirs en dessus au moment de la ponte (la plupart des espèces); sous-groupe 2, caractérisé par des œufs très sensiblement plus grands (323-408 μ), gris ardoisé en dessus au moment de la ponte (*Baumhaueria*, *Myxexorista pexops*, *Frontina læta*). Ces dernières espèces, qui s'isolent ainsi légèrement des autres, sont les moins prolifiques, celles qui ont le moins d'ovarioles et l'utérus postérieur le plus court.

La partie dorsale de la coquille est épaisse, résistante et cassante, très finement et souvent indistinctement polygonée, persillée de petits espaces clairs pertusiformes; elle se raccorde insensiblement en dessous à la partie ventrale. Celle-ci est lisse, collante avant dessiccation, susceptible de se gonfler comme une couche gélatineuse et de déborder l'œuf, FIG. 11, 13; son trait le plus remarquable est qu'elle offre suivant la ligne médiane une région de moindre résistance et très extensible, qui conditionne pour une très grande part le mécanisme de l'éclosion.

L'existence d'un utérus incubateur montre que l'œuf doit séjourner dans les organes maternels jusqu'au moment de l'éclosion.

L'existence d'une coquille épaisse en dessus et collante en dessous indique d'autre part un œuf qui sera déposé sur un support extérieur et y séjournera, exposé à des actions mécaniques, tout comme les œufs à incubation externe du groupe I.

Sort de l'œuf pondu et prise de possession de l'hôte par la larve.

D'après les observations remarquablement précises de SASAKI (86), la femelle de *Ugimyia (Crossocosmia) sericariæ* colle ses œufs sur la page inférieure des feuilles de mûrier, à l'abri des rayons directs du soleil, qui tueraient rapidement la larve, et des pluies, qui les détacheraient. Les choses peuvent se conserver en l'état un assez long temps. Si la feuille vient à être

mangée par un ver à soie, quelques œufs échappent, grâce à leur petitesse, à l'écrasement par les mandibules et parviennent avec les fragments de feuille dans le médiintestin de la chenille, où leur éclosion a lieu en quelques heures. La petite larve perfore ensuite la paroi intestinale et gagne un des ganglions nerveux, dans lequel elle passera la première période de son existence entomobie.

Nous n'avons pu réunir un matériel suffisant pour suivre pas à pas toute l'histoire biologique et éthologique de nos espèces européennes. Cependant, quelques observations exposées ci-après, qui répètent d'ailleurs pour le fond celles de Townsend (08), ne permettent pas de douter que ces espèces ne parviennent dans le corps de leur hôte par le même procédé que l'Oudji. D'où il ne faut pas conclure néanmoins que toutes les circonstances de détail demeurent invariablement stéréotypées : dans le cas de *Ceromasia* p. ex., l'œuf devant être avalé par une forficule, insecte non phytophage, ne sera pas collé sur une feuille, mais déposé sans doute sur les substances recherchées par l'orthoptère.

Les conditions de l'éclosion demandent à être examinées d'un peu près.

Sasaki se contente de faire remarquer que la coquille éclate suivant un pli longitudinal préexistant sur la face ventrale (région de moindre résistance signalée plus haut) et que la larve sort emprisonnée dans la membrane vitelline, dont elle ne se débarrasse qu'après [1]. Ce fait, s'il était normal, constituerait une remarquable divergence par rapport à la généralité des muscides, lesquels abandonnent la membrane vitelline à l'intérieur même de la coquille, ainsi que nous l'avons vu plus haut pour *Meigenia*. Nous sommes porté à croire que Sasaki a décrit des choses vues, mais exceptionnelles. Il arrive souvent, lorsque les œufs dont il s'agit ici sont soumis à une pression ou à un choc, que la coquille se brise sans que l'accident soit nécessairement préjudiciable à la larve et celle-ci alors, toujours incluse dans la membrane vitelline, est libérée passivement.

(1) Dans un travail d'ailleurs très intéressant, qui a eu le mérite de vulgariser en France l'histoire de l'Oudji, Ménégaux (99) parle d'une « vésicule vitelline jaune » dont la larve serait entourée à l'éclosion, et qui serait ensuite rejetée, en même temps que la coquille, avec les excréments de la chenille. C'est en réalité de la membrane vitelline, de cette pellicule mince, véritable membrane de l'œuf, différenciée en dehors du vitellus, qu'il est question chez Sasaki.

Nous signalerons encore à cette occasion un autre lapsus par suite duquel M. Ménégaux s'écarte de l'observateur Japonais; c'est quand il dit que la larve, « après un séjour de huit à dix jours dans le tube digestif », perfore la paroi stomacale; Sasaki parle d'un séjour de 1-8 heures seulement et nos observations personnelles sur *Gonia* nous portent à admettre un laps de temps de cette grandeur, entre l'éclosion et le passage dans la cavité générale.

Nous avons observé le phénomène sur des œufs de *Gonia atra* en cherchant à les détacher d'une feuille, après les avoir humectés [1]. Or des éclatements doivent se produire aussi sous les mandibules de la chenille, quelques-uns sans doute avec des conséquences fatales pour la larve, d'autres n'ayant pour effet que de la rendre libre. Et il n'en faut pas davantage pour comprendre qu'il puisse se trouver dans l'intestin, parmi des fragments de feuille avalés par la chenille, des larves déjà hors de la coquille, mais encore emprisonnées dans la membrane vitelline.

En dehors de ces cas, qui doivent être fréquents, mais demeurent accidentels, l'abandon de la coquille ne semble guère avoir lieu sans une intervention active de l'armure buccale, celle-ci devant intéresser avant tout la membrane vitelline. Il est vrai que dans les œufs relativement jeunes, examinés dans l'eau salée, la paroi ventrale se gonfle aisément et laisse filtrer à l'intérieur une quantité considérable de liquide, d'où résulte une pression interne qui la distend et repousse en dehors le contenu propre de l'œuf; les FIG. **14-16** montrent le profil d'un œuf à des degrés divers de cette distension osmotique; mais nous n'avons pas observé le même effet sur des œufs à terme, bien que nous en ayons examiné à plusieurs reprises, et que leur paroi ventrale demeure manifestement la région de moindre résistance par où se fera la sortie. Il est probable que le dernier effet de déchirure ne sera amené que par des efforts actifs de la larve, mise en état d'excitation par le contact des liquides qui viennent la baigner, lorsqu'elle arrive dans l'intestin de l'hôte.

Remarques bibliographiques et critiques, justifications expérimentales.

Jusqu'à la récente publication du travail de TOWNSEND, la bibliographie du groupe qui nous occupe se réduit à celle de l'Oudji.

Cette mouche doit sa première célébrité aux ravages qu'elle fait dans les magnaneries du Japon, en faisant périr une proportion parfois très élevée de vers à soie. Elle fut décrite par CORNALIA (70) dans un travail où l'auteur, partant du fait que la femelle est dépourvue d'oviscapte perforant,

(1) Ce même phénomène s'est certainement produit entre les mains de TOWNSEND, quand il a déterminé l'écrasement de l'œuf de *Parachaeta sp.* par pression légère du couvre-objet (08, p. 116). L'auteur pense avoir, dans ces conditions, déterminé la sortie de la larve libre, mais sa fig. 30 montre qu'il s'agit simplement de la larve emmaillotée. Le contour de la larve nue ne reproduit plus celui de l'œuf, comme c'est ici le cas, mais celui des larves ordinaires des *Tachinidæ*.

admit comme certain qu'elle doit déposer ses œufs sur le corps de l'hôte [1]. Il est assez piquant, après coup, de constater le regret, exprimé à la fin de cette notice, que les Japonais ne sachent pas défendre leurs établissements sericicoles contre un ennemi de cette taille [2].

Un peu plus de 15 ans plus tard, SASAKI (86), reprenant à Tokyo des observations commencées par son père et les étendant beaucoup, répondait à cette petite provocation occidentale en publiant sa belle étude biologique sur *Ugimyia sericariæ*, base indispensable d'une lutte rationnelle contre les ravages de l'espèce.

Nous lui avons déjà emprunté les indications détaillées relatives à la prise de possession de l'hôte. Ajoutons seulement que, tout en présentant la déglutition de l'œuf par le ver à soie comme le processus normal d'infection, SASAKI ne rejette pas absolument l'idée émise par son père, que l'éclosion pourrait aussi avoir lieu à l'extérieur et la petite larve s'introduire par un stigmate de la chenille. Cette vue, déjà émise par DUFOUR à propos d'*Ocyptera* (27), reparaît çà et là dans la littérature, mais n'a jamais été justifiée par l'observation, dans les cas où celle-ci est intervenue.

Les faits singuliers annoncés par le naturaliste japonais causèrent dans le monde entomologique une surprise générale, qui se traduisit par des appréciations de sens divers.

MIK (90), le savant rédacteur de la *Wien. Ent. Zeit.*, ne pouvant croire sans réserve à la mise en œuvre de procédés si différents de ceux des Tachinaires les mieux connus, adoptait l'attitude expectante de RILEY (Insect Life, 1888, V. 1) [3]. MUKERIJ, dans un travail cité par MÉNÉGAUX, que nous n'avons pas eu entre les mains, arguait dans le même sens du fait qu'il aurait observé au Bengale d'autres *Ugimyia* n'ayant pas cette manière d'envahir leur hôte. MÉNÉGAUX lui-même admettait dans son travail de révision, que l'Oudji « peut et doit, au moment des élevages, pénétrer dans les magnaneries et probablement déposer ses œufs sur le corps de la chenille », bien que dans certaines conditions encore à déterminer quelques Tachinaires, et parmi eux l'Oudji, puissent pondre sur des feuilles.

(1) Une remarque analogue avait conduit MACQUART (35) d'abord, puis GIRARD (85) à adopter, pour la généralité des Tachinaires, la même conclusion erronée.

(2) « Se i corpuscoli della pebrina, e i vibrioni della flaccideza e le spore del calcino fossero grossi come l'Ugi gli europei se ne sarebbero gia liberati », op. cit., p. 226.

(3) A cette même occasion, MIK critiquait justement la description originale de CORNALIA et établissait pour l'espèce le genre nouveau *Crossocosmia*, tout en reconnaissant qu'elle a les caractères du genre *Sturmia* R. D.

Cependant MEINERT (90) avait accepté résolument les faits annoncés par SASAKI et même, avec une sûreté de coup d'œil que peut seule donner une longue pratique de l'observation de la nature, émis l'idée que d'autres chenilles sont probablement infectées par la même voie que le ver à soie du Japon.

Ces prévisions, qui pouvaient paraître hardies, se trouvent pleinement justifiées par les faits.

Guidé par certains indices dont on peut voir le détail dans son intéressant travail, et frappé en particulier de la ressemblance des œufs qu'il trouvait dans les femelles de *Blepharipa* (*Sturmia*) *scutellata*, *Pales pavida*, *Zenillia* (*Myxexorista*) *libatrix*, avec les œufs de l'Oudji, TOWNSEND (08) a soupçonné que les larves de toutes ces espèces devaient s'installer chez leur hôte par un même procédé et il est parvenu à faire la preuve expérimentale de cette supposition en faisant manger à une chenille des œufs utérins de *Pales*, et en constatant, 9 jours après, qu'elle renfermait au milieu de ses lobes adipeux un jeune *maggot*.

A peu près à la même époque et sans connaître ces expériences — nos observations ont été faites à Sarria, au printemps de 1907, — nous faisions de notre côté, sur des œufs utérins de *Gonia atra*, quelques essais qui confirment et étendent les résultats de l'observateur américain.

Un tronçon d'utérus postérieur bourré d'œufs à terme fut dilacéré dans une goutte d'eau salée sur un bouton frais de *Calendula arvensis*, où les œufs se collèrent, et le tout fut mangé par une robuste chenille de Noctuelle, qui avait été préparée par un jeûne de 24 heures. Dès le lendemain, cette chenille se montra inquiète; les jours suivants, elle refusa les feuilles fraîches de *Calendula* et se vida. Ouverte après quatre jours, elle fut trouvée porteuse de 50 petites larves environ, dont le plus grand nombre s'étaient logées dans les organes nerveux, quelques-unes s'étant simplement blotties dans l'épaisseur d'un lobe adipeux, FIG. **53**, **88**.

Cinq jours après leur extraction du corps de la mère, les œufs qui restaient disponibles contenaient encore une larve en bon état, bien qu'ils eussent été abandonnés sans précaution à l'air libre, dans le verre de montre où la dissection avait été faite. Ils furent humectés d'eau salée, décollés et disséminés au nombre d'une centaine sur un fragment de feuille de chêne qui fut mangé par une grande chenille de Bombycide indéterminé. Celle-ci présenta dès le lendemain et les jours suivants les signes de malaise déjà observés chez la Noctuelle, mais ne fut sacrifiée que neuf jours après, quand elle

en fut venue à se tenir immobile et rétractée, bien qu'elle réagit encore faiblement aux excitations. On put constater : 1° qu'elle hébergeait un nombre de larves correspondant à peu près à la moitié des œufs ingérés; 2° que tous les ganglions étaient abondamment parasités, le cerveau logeant à lui seul 18-20 larves; 3° que quelques larves étaient libres dans la cavité générale, soit qu'elles eussent déjà abandonné leur lieu de première installation, soit qu'elles n'eussent pu trouver place dans un organe nerveux.

D'autres œufs furent déposés sur un peu de râpure de pomme de terre et présentés par petits groupes à dix forficules affamées qui en avalèrent, mais sans s'infecter, probablement parce qu'elles les écrasaient sous leurs mandibules.

Bien que cette série d'expériences ait été sérieusement contrecarrée par le manque de chenilles et surtout par la fausse présomption que les œufs avaient dû souffrir de leur extraction avant terme et de leur séjour alternatif dans l'eau physiologique et à l'air sec, quelques faits s'en dégagent nettement :

1° Le sort de l'œuf et la prise de possession de l'hôte par la larve de *Gonia atra* sont conformes aux découvertes faites sur l'Oudji par Sasaki;

2° Les jeunes larves se maintiennent vivantes dans la coquille durant plusieurs jours, non seulement chez les œufs pondus, mais encore dans ceux extraits des organes maternels et ayant séjourné quelque temps dans l'eau salée;

3° Le parasite peut s'installer chez une autre espèce que son hôte ordinaire, pourvu qu'elle lui soit organiquement comparable (substitution d'une chenille de Noctuelle ou de Bombycide à l'hôte inconnu de *Gonia atra*), mais non chez une espèce d'un type très différent (substitution infructueuse des forficules).

Le processus de parasitation une fois mis hors de doute, il est impossible de ne pas reconnaître que les caractères ci-dessus attribués aux œufs, et à l'appareil femelle en général, sont en relation étroite avec lui et peuvent suffire pour classer l'espèce.

Ce processus offre des avantages incontestables : la larve n'a pas à triompher par elle-même de résistances aussi considérables que dans le groupe précédent et peut naître plus chétive, sans que son développement ultérieur en soit compromis, surtout grâce à la précaution quelque peu raffinée d'adopter temporairement dans l'organisme nourricier une place particulièrement favorable.

Il présente aussi des désavantages qui sembleraient menacer sérieusement la conservation de l'espèce, s'il n'y était pourvu par d'admirables conditions compensatrices. Un grand nombre de larves ne peuvent parvenir à bien, parce que les œufs ne sont pas ingérés ou ne sont pas ingérés à temps par l'hôte approprié. D'autres doivent périr écrasées sous les mandibules. D'autres périssent par un excès apparent de bonne fortune, pour être parvenues en trop grand nombre à s'installer, ce qui amène à la fois la mort de l'hôte et des parasites, comme dans nos expériences. D'autres encore, ces divers filtres franchis, périssent victimes de la concurrence vitale, ainsi que nous aurons à le dire plus loin. Mais précisément le nombre global des germes est tellement élevé, dans ce groupe d'espèces, que toutes ces causes de limitation ne sont pas de trop pour les maintenir dans de justes bornes [1].

Groupe III. Espèces expulsant des larves grandes et robustes, rappelant les asticots créophages ordinaires.

Nous nous bornerons, au sujet de ce groupe, à quelques remarques.

On peut le considérer comme constitué fondamentalement par les sous-familles des *Miltogramminæ* et des *Sarcophaginæ*, qui montrent une grande ressemblance de conformation anatomique et dont un bon nombre de représentants se comportent d'ailleurs comme des entomobies décidés, parasitant surtout les orthoptères (*Sarcophaga*), les larves de mellifères, ou des insectes divers immobilisés et emmagasinés dans leurs nids par les guêpes prédatrices (*Miltogramminæ*).

L'œuf et l'appareil femelle des *Sarcophaga*, notamment leur utérus postérieur court, mais dilaté en une vaste poche incubatrice géminée, ont été décrits et figurés à plusieurs reprises, p. ex. par Dufour (51) et récemment par Holmgren (04). Nous les avons trouvés du même type chez les autres *Sarcophaginæ* (*Agria hungarica* B.B., *Nyctia halterata* Panz.) et chez les *Miltogramminæ* (*Macronychia agrestis* Fall., *Metopia leucocephala* Rossi, *Miltogramma Germari* Meig., *Paramacronychia flavipalpis* Gir-

[1] Townsend (op. cit., p. 116) fait très justement remarquer que les larves de ce groupe sont hautement spécialisées en vue de leur mode d'installation chez l'hôte. A la vérité, il attribue à ces larves des formes générales et un contour qui sont en réalité ceux de la membrane vitelline et nous ne pensons pas que les accidents cuticulaires, spinules ou squelette pharyngien, s'éloignent beaucoup, chez elles, des formes que l'on observe habituellement, p. ex. chez les larves du groupe I; mais il est incontestable qu'une surabondance de réserves nutritives non utilisées dans le développement embryonnaire suffit temporairement au métabolisme.

SCHNER, *Sphecapata conica* FALL., B.B., *Winnertzia devia* MEIG.) que nous avons disséqués.

Les larves éclosent dans l'utérus. Elles sont modérément nombreuses, mais toujours relativement grandes, robustes et pourvues d'une forte armure buccale (1).

Plusieurs observateurs se sont appliqués à saisir sur le fait l'installation des *Sarcophaga* parasites dans leur hôte, sans arriver à des résultats tout à fait concordants.

KÜNCKEL (94) décrit en ces termes la parasitation de *Stauronotus maroccanus* : » Armé de patience, on peut parfois surprendre une femelle (de *Sarcophaga*) introduisant son oviducte recourbé entre les pièces anales de la victime qu'elle a choisie pour y déposer une petite larve, ceinturée de plusieurs rangs de spinules, qui saura s'ouvrir une voie pour pénétrer dans le corps de l'insecte... «

HUNTER (98), voyant auprès de *Melanoplus* en train de muer des Sarcophagiens qui semblaient les guetter, suppose que c'était dans l'intention de coller leurs œufs sur le tégument mou de l'orthoptère — l'auteur semble perdre de vue que ces mouches sont larvipares —.

Dans un travail récent très riche de documents positifs, LAHILLE (08) serre probablement de plus près la vérité. Il constate d'une part que les plus jeunes larves de *Sarcophaga* trouvées dans les dissections des criquets (2) sont situées très en avant, dans l'abdomen; d'autre part, dans un cas de parasitation expérimentale, qu'il a réussi en maintenant la mouche au voisinage de l'orthoptère, il a pu voir que les larves avaient été reçues sur les ailes et le thorax, et que quelques-unes s'introduisaient par la région axillaire de la seconde paire d'ailes. En face de ces faits, il ne croit pas que l'introduction ait lieu par l'anus.

Nous ne pouvons ajouter aucune observation personnelle.

Le trait qu'il convient de souligner, dans ce groupe parasitique tel qu'il nous est connu pour le moment, c'est l'absence d'une adaptation morphologique externe en vue de la prise de possession de l'hôte. Il semble que ces larves, appelées à s'introduire de vive force dans un hôte vivant, soient simplement armées comme leurs congénères qui s'installent dans un cadavre.

(1) Dans une intéressante notice parue l'an dernier, CHOLODKOWSKY (08) étudie les rapports des œufs avec la paroi utérine et cherche à définir la part qui peut revenir à l'organe maternel dans la nutrition de l'embryon. Comme cette question intéresse à peu près au même titre l'ensemble des espèces larvipares ou ovilarvipares, nous aurons l'occasion de nous en occuper un peu plus loin.

(2) Il s'agit de *Schistocerca paranensis* parasité par *Sarcophaga Acridiorum* WEYENB.

Il n'en faudrait pas conclure que la vie en parasite, dans un organisme qui doit être exploité méthodiquement et au sein duquel les conditions sont si particulières, ne réclame pas une adaptation interne et biologique. Il résulte des observations de LAHILLE que de jeunes larves de *Sarcophaga* extraites à terme de l'organisme maternel ne se laissent pas élever sur des substances animales, ou même sur les tissus frais d'un criquet ouvert, tandis que celles extraites de leur hôte en acceptent volontiers un autre. L'adaptation parasitaire existe; elle est toutefois moins stricte que dans les autres groupes, comme nous aurons occasion de le constater en parlant du régime entomobie.

Groupe IV. Espèces disséminant sur le passage de l'hôte des larves éclosantes ou écloses.

Énumération des espèces.	Indication générale des hôtes.
Chrysosoma auratum FALL.	Les hôtes connus sont des chenilles, principalement des Noctuelles.
Cyphocera ruficornis MACQ.	
Echinomyia fera L.	
» *grossa* L.	
Erigone consobrina MEIG.	
Eudora magnicornis ZETT. (1)	
Fabricia ferox PANZ.	
Fausta nemorum MEIG.	
» *radicum* (F.) B.B.	
Micropalpus comptus FALL.	
» *frater* RND.	
» *hæmorrhoïdalis* FALL. (= *pictus* [MEIG.).	
» *pudicus* RND.	
» *vulpinus* FALL.	
Panzeria rudis FALL. (= *strenua* MEIG.).	
Pelleteria prompta MEIG. (= *tessellata* MEIG.).	
Platychira pupparum FALL	
Servillia ursina MEIG.	

Si l'on ajoute à cette liste les espèces que TOWNSEND (08) associe avec *Eudora* (*Eupelleteria*) *magnicornis* dans sa division 5, on peut évaluer à 30

(1) Espèce étudiée aussi par TOWNSEND (08) et sur laquelle il a découvert le caractère fondamental du groupe.

environ le nombre des représentants actuellement connus de ce groupe. Ce sont, pour la plupart, de très grosses mouches étroitement apparentées et d'un type parasitique très uniforme.

Appareil femelle, FIG. 5 *t*, 6 *t*.

Les espèces sont remarquablement prolifiques. Les ovaires constituent, à l'éclosion, deux masses volumineuses et arrondies, presque isodiamétrales, qui s'atténuent ensuite très sensiblement du côté de la trompe, tandis que les œufs descendent dans l'appareil d'incubation.

Le nombre des ovarioles est généralement très élevé; il dépasse 140 chez *E. fera*, 100 chez *Micr. vulpinus*. Leur richesse en chambres ovocytaires répond à leur nombre, la prolificité de l'espèce s'exprimant en même temps par les deux caractères; on en compte une douzaine, en plus de la chambre terminale, chez *E. fera* et seulement huit chez *Micropalpus comptus*, qui n'a guère que 90 ovarioles.

FIG. 5 *t*. Ovariole dans le groupe d'*Echin. fera* : — *A*, après l'éclosion (*Echin. fera*); — *B*, quelques jours après l'éclosion (*Micropalpus comptus*). Gr. : 45.

Dans la plupart, sinon dans toutes les espèces, le développement des chambres est régulièrement progressif, à partir de la chambre terminale, et on ne trouve en même temps qu'un ovocyte développé dans chaque ovariole, FIG. 5 *t*. Les chambres, souvent, sont assez espacées entre elles, le passage de l'une à l'autre se faisant par un mince cordon, sorte de gaîne à éléments anatomiques peu distincts. Les calicules qui supportent individuellement les ovarioles confluent successivement entre eux, pour constituer définitivement la trompe. Ils deviennent plus distincts après la descente des œufs, grâce surtout à la présence de restes dégénératifs comparables à des *corps jaunes*, et formant un ensemble conique qui donne à l'ovaire, alors très réduit, un aspect particulier.

Les trompes et l'utérus antérieur sont des canaux filiformes, relativement courts.

Il existe trois spermathèques de forme et de dimensions communes, d'apparence nue, assez courtement pédicellées [1].

[1] Selon DUFOUR (44), elles seraient sessiles au sommet d'un col commun très court, chez *E. grossa*. Nous n'avons pu, faute de matériel, contrôler ce détail, qui serait assez exceptionnel.

Les glandes accessoires sont constituées par deux cœcums libres, courts et courtement pédicellés (*E. fera*, *Fausta nemorum*, *Pelleteria prompta*).

L'utérus postérieur, la partie la plus caractéristique de l'appareil, débute en avant du débouché de l'utérus antérieur par un éperon mince très marqué, et se dilate ensuite en un appareil d'incubation intestiniforme qui peut être très long et très gros [1].

Les dimensions et la disposition générale de cet appareil diffèrent considérablement suivant son état de vacuité ou de réplétion. Avant la descente des œufs il est court, très ramassé et comme perdu dans un fouillis de trachées. A mesure que les œufs s'y emmagasinent et le distendent, il grossit et s'allonge en se roulant suivant une hélice plate dont le milieu correspond à son extrémité proximale, FIG. 6*t*, *A*. Cette hélice est située dorsalement. Son dernier tour se rectifie et descend ventralement au-dessus de la poche rectale. Le nombre des tours est très variable suivant les espèces, les individus et la période de gestation. Nous en avons rencontré jusqu'à 4 1/2 chez *E. grossa*.

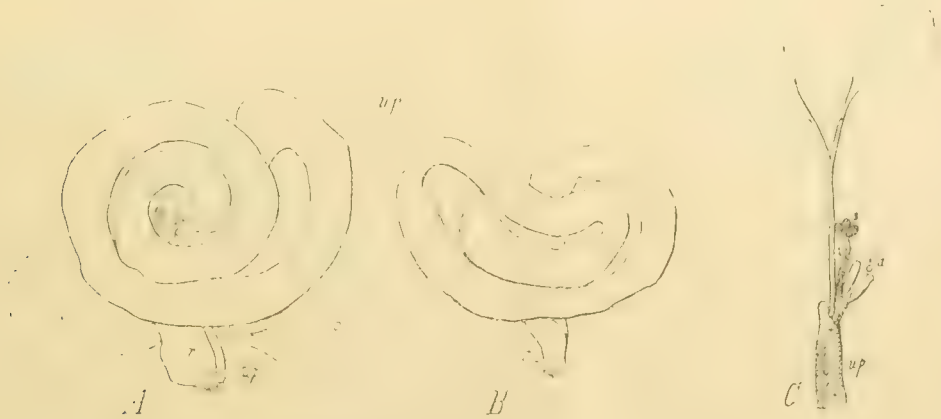


FIG. 6*t*. Appareil femelle dans le groupe d'*Ech. fera*, à l'état de gravidité : — *A*, *Ech. fera*, l'appareil vu dorsalement dans sa disposition à peu près naturelle, mais l'un des ovaires, ordinairement caché, ramené en arrière; — *B*, *Micr. comptus*, mêmes conditions; — *C*, même espèce, partie supérieure de l'appareil développé, avec un tronçon d'utérus postérieur montrant la disposition des œufs. Gr. : 8.

Même légende que FIG. 2*t*.

Leur régularité varie également. Très grande chez le plus grand nombre d'espèces, elle est bientôt troublée chez d'autres aussitôt que la spirale est un peu large, FIG. 6*t*, *B* (*Chrysosoma auratum*, *Micropalpus comptus*,

[1] DUFOUR (44) ne tient pas compte de l'éperon; pour lui, le « réservoir ovo-larvigère suit immédiatement l'oviducte ». HOLMGREN (04) parle de même.

frater, *pudicus*). Chez toutes, elle disparaît plus ou moins complètement à l'époque où les larves sont expulsées [1].

La disposition en spirale, que nous retrouverons dans un groupe tout différent de celui-ci, paraît conditionnée à la fois par des circonstances intrinsèques, telles qu'une inégale extensibilité des deux côtés opposés de la paroi utérine, et par des circonstances extrinsèques à l'utérus lui-même. Il faut surtout compter parmi celles-ci de très nombreuses brides trachéennes disposées en éventail, dont la disposition rappelle tout à fait celle des vaisseaux sanguins du mésentère, chez un vertébré.

Les œufs, dans l'utérus gravide, sont disposés avec une admirable régularité, transversalement et en formant des couches juxtaposées, dont le nombre varie beaucoup suivant les espèces (5 chez *Fausta nemorum*, 15 chez *Ech. grossa*), suivant les individus et même suivant les régions. Ils sont orientés uniformément, les micropyles du même côté et la face ventrale contre la face dorsale de l'œuf précédent. Les contractions musculaires qui déterminent la progression se répètent donc avec une périodicité régulière, sans que l'œuf tourne sur lui-même.

Il est à peine besoin de remarquer que, par suite de la forme allongée des œufs et de leur superposition en séries régulières, l'utérus gravide prend la forme d'un conduit à section rectangulaire et non circulaire. Chez les espèces les plus prolifiques, ce conduit devient un ruban large et épais, où les œufs sont placés perpendiculairement aux plats (*E. grossa*).

Il n'existe, autour de l'orifice externe, aucune pièce chitineuse saillante et la plaque sous-génitale est très petite.

Remarques historiques et bibliographiques. — L'organe incubateur qui vient d'être décrit est trop remarquable pour n'avoir point frappé de bonne heure les entomotomistes. Il a été décrit successivement par Réaumur (1738) d'après une espèce insuffisamment définie, mais sûrement du genre actuel *Echinomyia;* par Siebold un siècle plus tard (38) d'après *Ech. fera*, *Micr. hæmorrhoïdalis*, *M. vulpinus*, *Pell. tessellata* (= *prompta*); par Dufour (51) d'après *E. grossa*, *E. rubescens*. La figure de Dufour relative à l'appareil femelle d'*E. grossa* a été plusieurs fois reproduite et Marchand (96) a repris la description d'*E. fera*, en l'éclairant d'un bon dessin.

Réaumur est tombé à cette occasion dans un manque d'exactitude, en attribuant le même organe à d'autres espèces vivipares (*Sarcophaga*) qui en

[1] Cette remarque a été faite déjà par Siebold (38).

ont un différent, et dans une erreur d'interprétation, en l'homologuant à l'ovaire des mouches ovipares. On lui a souvent reproché l'un et l'autre [1].

Siebold a eu le mérite de préciser les caractères et de définir la signification de l'organe. Ce n'est qu'un vagin démesurément allongé. Comment le sperme peut-il être transporté d'un bout à l'autre de ce conduit, jusqu'aux spermathèques qui en occupent le bout proximal? Les mâles des espèces dont il s'agit ne lui ayant montré aucun dispositif particulier, Siebold pense que les spermies exécutent ce long trajet en vertu de leurs déplacements propres, ou sous l'influence du péristaltisme des parois. Le problème, d'ailleurs, ne semble pas avoir été autrement étudié depuis. Disons tout de suite que la solution n'en serait difficile que si l'on supposait avec Siebold que l'utérus non-gravide possède la forme et les dimensions de l'utérus bourré d'œufs. En réalité il est très court, tant que les œufs n'y sont pas descendus et c'est seulement alors que l'accouplement a lieu.

Dufour a donné à l'organe d'incubation le nom de » réservoir ovo-larvigère « et attiré l'attention sur ce fait que, chez *Ech. grossa*, les œufs y sont » fixés par un bout aux parois du boyau « (op. cit., fig. 100, A). Il s'agit là d'un détail plus ou moins facile à observer suivant les espèces, et suivant l'état de développement des embryons : nous ne l'avons pas constaté chez les œufs jeunes, encore tout blancs, qui deviennent aisément libres dans le liquide de dissection; il peut, au contraire, devenir très net lorsque la larve est déjà formée et respire activement. Sans rejeter absolument l'explication de Dufour, qui attribue le phénomène à un véritable collage opéré par la sécrétion des glandes accessoires, nous devons faire observer qu'elle ne rend pas compte de sa localisation à l'un des pôles. Nous penserions volontiers que l'adhérence tient avant tout à une poussée de la jeune larve, tendant à appliquer ses stigmates postérieurs contre la paroi de l'utérus. C'est là que se trouve la provision d'air, distribuée par la riche arborisation trachéenne dont il a été parlé, et l'observation directe montre que la coquille est assez souple, dans les espèces dont il s'agit, pour se prêter à de tels mouvements. Sous l'effort continu de la poussée, tout le pôle stig-

---

[1] Siebold (38) pense que l'erreur est surtout le fait des auteurs qui auraient reproduit, sans les comprendre suffisamment, les assertions de Réaumur; que l'expression de « matrice de la mouche » dont l'illustre auteur s'est servi, n'est pas inexacte au fond et ne le devient que si on la fait synonyme d'ovaire. Or, telle est bien en réalité l'idée de Réaumur : « ce que sont à la mouche ovipare les ovaires ou les paquets de vaisseaux dans lesquels les œufs sont contenus, ce cordon (contourné en spirale) l'est à la mouche vivipare... il est la matrice de la mouche... » [op. cit., t. IV, p. 414].

matique ne peut que s'imprimer mécaniquement dans la mince couche que constituent les cellules épithéliales, à cette époque très modifiées et très aplaties [1].

L'œuf, FIG. **17-20.**

L'œuf est remarquablement allongé, étroit, à profil souvent un peu flexueux, ou simplement arqué. Presque aussi long que dans le groupe I (935-445 μ dans les espèces étudiées), il est aussi étroit ou plus étroit que dans le groupe II (238-102 μ). Le rapport de ses deux axes ne descend pas au-dessous de 3,80 (*Fausta radicum*) et s'élève à 5,70 (*Chrysosoma auratum*).

Il n'existe pas de face d'assiette, la section transversale étant partout circulaire. Le plus souvent le côté dorsal est sensiblement concave, le côté ventral convexe. Le bout postérieur est toujours arrondi et assez souvent un peu atténué; l'antérieur est tronqué droit, ou obliquement, la troncature portant le micropyle.

La coquille est partout mince et jouit d'une certaine extensibilité qui lui permet de céder, en s'agrandissant, à la pression due à la croissance ou aux contorsions de la jeune larve; c'est ce que montrent nettement les profils comparatifs de l'œuf utérin d'une même espèce à deux âges différents, FIG. **17**, A et B. A un grossissement et dans un milieu d'observation convenables, on constate généralement l'existence du fin pointillé et du polygonage ordinaires, ce dernier étant plus ou moins distinct suivant les espèces.

Le micropyle, constitué par un simple puits dont les bords se relèvent légèrement et portent de petits accidents mal définis, est fermé par un conducteur micropylaire en forme de bouchon peu régulier.

Il existe un *appareil pneumatique* difficile ou même impossible à distinguer sur l'œuf jeune, mais qui apparaît avec une grande netteté dès qu'il

[1] Dans son étude sur les insectes vivipares, HOLMGREN (04) rapporte les divers travaux que nous venons de mentionner et à cette occasion attribue à DUFOUR l'idée que les ovaires d'*Echinomyia* seraient des « ovariæ spirales (sic) » en forme de plateau. Le dernier point est bibliographiquement exact bien que peu conforme à la réalité objective, car les ovaires dont il s'agit sont du type fasciculé et forment un tout globuleux ou obconique. Par contre, nous n'avons pu retrouver le premier, même équivalemment, dans le texte de DUFOUR. Cet auteur dit bien que « les séries extérieures (de gaînes ovigères) sont les premières fécondées — plusieurs, au temps de DUFOUR, croyaient que la fécondation avait lieu dans les gaînes — et les plus grosses » (op cit., p. 101), mais cela ne peut signifier comme semble avoir lu HOLMGREN, qu'elles soient « in einer Art spiralförmig auf der Scheibe angeordnet » (loc. cit., p. 449).

devient fonctionnel, c'est-à-dire dès que l'embryon respire activement en utilisant l'air gazeux. C'est un ensemble de pertuis punctiformes creusés dans l'épaisseur du chorion, qui se remplissent d'air à cette époque et donnent à la coquille une teinte nacrée par réflexion, noire par transparence. Ces pertuis sont intimement juxtaposés de manière à former des bandes minces qui dessinent un polygonage à grandes mailles, FIG. **17**, B, **19**, ou à recouvrir uniformément des plages plus ou moins étendues, comme celle qui occupe toute la région postérieure de l'œuf d'*E. fera*, FIG. **19**. Dans l'observation sous faibles grossissements et par transparence, la teinte se complique plus ou moins des couleurs irisées des lames minces. A la simple loupe ou à l'œil, on voit en outre, par transparence, la couleur propre de la larve, variable avec le degré de développement et avec les espèces. De là, dans l'utérus pris dans son ensemble, le virage graduel de la teinte jaune, correspondant à l'état non fonctionnel de l'appareil pneumatique, à une teinte successivement plus sombre, pouvant devenir franchement noire lorsque la cuticule de la larve à terme est noire.

Ces aspects variables ont été signalés à peu près par tous les observateurs qui ont décrit l'utérus spiralé des *Echinomyia*, mais personne, à notre connaissance, excepté peut-être LEYDIG, n'a distingué dans le phénomène général la part qui revient au dispositif respiratoire. C'est LEYDIG (67) qui a désigné ce dispositif sous le nom d'*appareil pneumatique* et qui en a donné, d'après *Echinomyia fera*, une très bonne figure. Nous aurons à y revenir dans un mémoire ultérieur.

Eclosion : larviparité ou ovilarviparité? Particularités éthologiques de la prise de possession de l'hôte.

Presque tous les observateurs, de RÉAUMUR à NIELSEN, ont considéré les mouches du groupe des *Echinomyia* comme proprement vivipares et personnellement nous avons trouvé des larves libres à l'extrémité de l'utérus incubateur, dans nombre de dissections [1]. Mais il n'est pas rare, d'autre part, qu'une mouche de ce groupe, saisie entre les doigts ou asphyxiée, ponde

[1] Il ne nous paraît pas que les données bibliographiques sur la viviparité des Tachinaires soient aussi peu catégoriques ni aussi rares que le suppose TOWNSEND (08, p. 101). Sans même revenir sur les travaux très explicites de RÉAUMUR, de v. SIEBOLD, de DUFOUR, que nous avons rappelés dès le début de notre étude, on peut citer encore deux notices relativement récentes qui se signalent déjà, au point de vue dont il s'agit ici, par leur titre, celle de MARCHAND (96) et celle de HOLMGREN (04).

des œufs à terme, d'où la larve sort aussitôt. C'est d'ailleurs ce qui est rapporté par Apetz (49) d'*Ech. grossa* et un curieux détail attribué par Townsend à la jeune larve d'*Eupelleteria magnicornis* nous fait supposer que cet observateur a eu sous les yeux un autre cas du même genre, avec cette seule différence qu'il s'agissait d'une parturition normale; nous reviendrons un peu plus loin sur le détail dont il s'agit. Il n'est pas impossible que les femelles de ces espèces gardent, relativement à la parturition, un certain jeu, mettant bas des larves éclosantes ou déjà écloses, suivant que les circonstances extérieures les incitent un peu plus tôt ou un peu plus tard.

L'éclosion, en tout cas, ne semble préparée par aucune structure particulière. Le chorion et la membrane vitelline éclatent ensemble sous les efforts de la larve et celle-ci se dégage par des mouvements vermiculaires à mesure que la double enveloppe se chiffonne autour d'elle et finit par être rejetée. C'est par la région dorsale thoracique que nous avons vu se produire l'éclatement dans les cas les mieux observés sur porte-objet. Les enveloppes semblent d'ordinaire adhérer mécaniquement à la région des stigmates postérieurs et ne se détachent qu'en dernier lieu, si bien que l'ensemble de la dépouille est abandonné à l'état de cupule chiffonnée (*Pelleteria prompta*).

Il importait tout particulièrement de savoir où la mouche dépose ses larves et le rôle propre de celles-ci dans la prise de possession de l'hôte. Nous devons une réponse précise à cette double question aux recherches méthodiques exécutées au *Gypsy Moth Laboratory* et récemment publiées par Townsend. Elle nous met en présence de singularités biologiques et éthologiques insoupçonnées jusque là et tout à fait caractéristiques, pouvant se résumer pour le fond dans ces deux assertions :

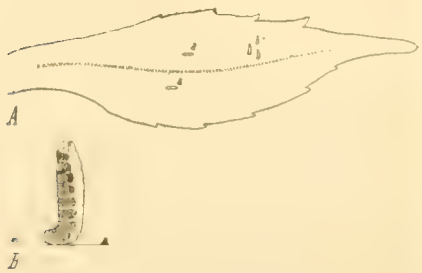


Fig. 7 *t*. Larve I d'*Ech. fera* dans ses attitudes d'affût et d'exploration : — *A*, 4 larves déposées sur une feuille au voisinage d'une chenille de *Plusia aurifera*, 2 couchées, *a*, et deux dressées, *b*, faiblement grossies; — *B*, une larve plus grossie dressée sur le plan *m n* de la feuille, dans l'attitude d'exploration.

1° La mouche en disposition d'expulser ses larves ne les dépose pas sur l'hôte, bien qu'elle soit excitée par sa présence, mais sur la plante dont il se nourrit, de préférence aux endroits où la chenille a passé, et sur le fil de soie qui marque sa piste pour le retour au nid.

2° La larve peut s'étendre sur son support ou se dresser en exécutant des balancements explorateurs, et s'attache à l'hôte, quand il vient à passer.

Les observations rapportées par TOWNSEND sont relatives à *Eudora (Eupelleteria) magnicornis*. Les faits que nous avons pu constater personnellement sur un assez grand nombre d'autres espèces, aussi bien qu'un ensemble très concordant de circonstances, ne permettent pas de mettre en doute la généralité du processus. La FIG. 7*t* ci-contre, qui rappelle d'assez près la fig. 27 du savant américain, mais qui était déjà clichée lorsque nous avons reçu son travail, peut donner une idée de la coïncidence de nos observations.

En attendant le passage de la chenille, le petit ver se tient comme à l'affût, à la même place, durant des journées entières. D'ordinaire immobile et couché, il se dresse de temps en temps sur son train postérieur et imprime à son corps un petit balancement, comme pour explorer l'horizon. Vient on à lui présenter un support quelconque, le bout d'une aiguille à disséquer p. ex., il s'y attache en abandonnant prestement son point d'appui [1] et c'est précisément la même manœuvre qu'il exécute pour se jeter sur l'hôte, si celui-ci vient à passer assez près de lui.

On peut aisément devenir témoin de l'acte en expérimentant, pour plus de sûreté et de rapidité, sur un grand nombre d'individus. Si l'on dilacère à sec sur un support quelconque : porte-objet, feuille fraîche..., le tronçon distal de l'utérus d'une mouche à terme et si l'on dissémine grossièrement les œufs, on trouve, quelques heures après, que les larves sont écloses en grand nombre, et se sont installées, tantôt sur place, le plus souvent à une certaine distance, dans leur attitude d'exploration. Rien n'est curieux comme de les voir alors dressées les unes contre les autres, à la manière d'un velours vivant, s'agiter à la moindre menace qui met leur instinct en éveil [2]. Si l'on pousse sur ce velours une chenille quelconque, ou une larve

(1) APETZ (49) avait déjà observé l'aptitude des larves d'*Ech. grossa* à saisir la pointe d'une aiguille.

(2) Il nous est arrivé d'observer le velours de larves dans l'abdomen d'une femelle de *Fausta*, reçue morte de Rambouillet. Les petits vers étaient sortis de l'utérus en le perforant et s'étaient accumulés à la base de l'abdomen, dans le grand espace laissé libre par l'affaissement des trachées vésiculeuses. Il ne sera pas hors de propos de remarquer que les larves des *Sarcophaginæ* peuvent aussi, dans des circonstances analogues, sortir de l'utérus et se répandre dans la cavité abdominale. RÉAUMUR (1738), à qui l'on doit la première observation de ce phénomène, le considère comme normal et disserte assez longuement à son sujet, se demandant comment ces vers, qui « ont pour ainsi dire à naître deux fois », gagnent l'anus, par où il lui paraît certain qu'ils doivent finalement sortir (op. cit., t. IV, p. 422). La vérité est qu'ils périssent, ou s'échappent en pratiquant une déchirure dans la membrane d'union des derniers segments, ainsi que nous l'avons observé sur divers *Sarcophaga*.

de Tenthrédinée, on peut constater, en l'examinant sous la loupe quelques instants après, qu'un grand nombre de petits vers se déplacent sur son corps, avec assez d'agilité, à la recherche d'une place à leur convenance, ou même que quelques-uns se sont déjà arrêtés et attaquent, de leur armure buccale, la cuticule du tégument. La place adoptée pour perforer est quelconque, aussi bien dans ces cas de parasitation expérimentale que dans le cas de chenilles infectées à l'état libre; le parasite entre indifféremment par le cou, le thorax ou l'abdomen.

Nous n'avons pas remarqué davantage que les espèces fussent strictement adaptées à un hôte; nous avons fait parasiter expérimentalement par des *Echinomyia fera*, des *Micropalpus* divers, des hôtes probablement assez différents de leurs hôtes normaux : chenilles de *Phalera*, de Noctuelles diverses, larves de Tenthrédinées. Les chenilles prises à la campagne porteuses de larves venant d'entrer sont de tailles très diverses, et hébergent parfois d'autres parasites de la même espèce entrés depuis longtemps. Tout cela semble indiquer que si la présence d'un hôte approprié peut être considérée comme l'incitant extérieur qui détermine la mouche à expulser ses larves, celles-ci néanmoins se jetteront éventuellement sur la première chenille ou peut-être sur le premier insecte qui viendra à les rencontrer.

Mais cette première manœuvre exécutée, le sort des petites larves n'est pas encore assuré. On en voit qui, après s'être hissées sur une chenille convenable où leurs compagnes s'installent avec empressement, demeurent immobiles, soit que les efforts déjà faits les aient épuisées, soit qu'elles fussent nées trop faibles. On en voit aussi qui s'étaient jetées sur un hôte probablement mal choisi, tel qu'une chenille de *Deilephila Euphorbiæ* à peau très épaisse, et qui s'arrêtent après quelques explorations en tous sens, sans essayer d'en entamer la peau. L'attitude prise par ces faibles ou ces découragées, dans l'un et l'autre cas, est l'attitude d'attente qu'elles avaient tout d'abord sur le support inerte.

Protection de la jeune larve contre les dangers d'une attente pouvant se prolonger.

Le mode de parasitation qui vient d'être décrit présente pour l'espèce des avantages manifestes. Il lui permet notamment d'exploiter comme hôtes des larves plus ou moins lucifuges, qui se tiennent le plus souvent cachées

durant le plein jour, aux heures les plus favorables à l'activité de la mouche. Et on s'explique bien cette particularité éthologique dont on est tout d'abord frappé, que les larves des *Echinomyia* ou des types voisins vivent principalement chez les Noctuelles.

Mais le procédé ne va pas sans de sérieux dangers.

Tout d'abord il condamne la larve nouveau-née à une attente inévitable, avant son installation dans son hôte, à une attente qui pourra se prolonger jusqu'à menacer sa vie par inanition, par dessiccation ou par lésion mécanique.

Contre ces périls ces larves sont si bien armées que nous en avons vu une demeurer vivante durant neuf jours, dans l'attitude d'affût décrite ci-dessus, habituellement couchée à plat ventre, se dressant sur les derniers segments de son corps à l'approche d'un objet quelconque amené près d'elle, puis s'étendant de nouveau, sans se déplacer, durant tout ce temps, de la longueur de son corps.

Il y a là, tout d'abord, une remarquable résistance à la privation d'aliment, rappelant ce que l'on sait de quelques autres larves parasites (¹) et qui a sans doute son explication dans la lente utilisation des réserves vitellines résiduelles, non employées durant le développement embryonnaire.

Il faut qu'il y ait en plus une résistance spéciale à la dessiccation et aux collisions mécaniques inévitables dans les conditions où la larve est normalement placée par la mère; cette résistance est admirablement assurée par une différenciation tégumentaire au sujet de laquelle nous croyons devoir entrer dans quelques détails.

On est très frappé, quand on examine une larve de ce groupe à un faible grossissement, des différences qu'elle présente vis-à-vis d'un asticot nouveau-né. Au lieu d'un petit ver blanc simplement ceinturé de spinules, d'un ver fusiforme, s'allongeant ou s'élargissant en donnant à ses organes internes un libre jeu et offrant toujours une silhouette incomparablement plus grande que celle de l'œuf d'où il vient de sortir, on a devant soi un ver plutôt cylindrique, ramassé, à très peu près de même grandeur que la co-

(¹) Brauer (83) a constaté que la larve I d'*Hirmoneura obscura* Meig. (fam. des *Nemestrinidæ*) vit très longtemps, probablement tout l'hiver, sans prendre aucun aliment, avant de s'introduire dans une larve de *Rhizotrogus*, son hôte normal. Cet observateur rappelle à ce sujet que les jeunes larves de *Mantispa* cherchent d'abord un abri pour y passer l'hiver dans un jeûne prolongé, après lequel elles se mettent en quête d'un sac ovigère de Lycose.

quille, plus ou moins sombre, surtout en dessus, quelquefois noir et offrant au plus une annelation blanche qui correspond aux intersegments [1].

Townsend a justement reconnu que cette teinte, souvent signalée par les observateurs à propos du contenu global de l'utérus spiralé des Tachinaires, mais jamais expliquée, est due à de petits accidents chitineux, qui constituent par leur juxtaposition une sorte de carapace protectrice.

Ces accidents, disposés sous forme de plaques polygonales, ne se juxtaposent et ne constituent un revêtement équivalemment continu que dans l'état de contraction modérée de la musculature tégumentaire et on peut dire qu'ils protègent surtout la larve non repue et semi-rétractée. Partout où ils n'existent pas, ou sont plus rares et plus petits : dessous du corps, intersegments et lignes polygonales circonscrivant les plaques, la cuticule demeure molle et extensible, si bien que lorsque la petite larve commence à se nourrir, elle se distend tout d'abord, puis grandit rapidement, comme ses congénères, les accidents chitineux prenant l'aspect d'ornements cuticulaires disséminés, mais ne formant plus carapace.

La forme de ces accidents, très variable suivant les espèces, est surtout caractérisée sur la face dorsale des segments abdominaux, où ils ont aussi leur plus grand développement; aux extrémités, en dessous et sur les flancs, ils sont moins abondants et se simplifient plus ou moins. On peut, malgré leur diversité, les rattacher à deux types.

Dans le premier il s'agit de squamelles indurées, légèrement surélevées, parfois en chapeau de champignon, s'imbriquant plus ou moins comme des écailles de poisson, ou se présentant, si elles sont moins développées, comme de simples plages sombres bien isolées. Leur bord se montre souvent plus obscur, surtout latéralement et en arrière, ou chargé de nodules, ou denticulé; la ligne médiane longitudinale a de la tendance à se marquer d'une bande également plus obscure, pouvant être ornée de points sombres. Ce type est réalisé chez *Micropalpus comptus*, fig. **23**, *Fausta radicum*, fig. **25**, **25** bis, *Micr. pudicus*, fig. **30** [2]. On peut considérer comme des variantes s'y laissant ramener, d'une part les accidents très pâles et très peu marqués de *Pelleteria prompta*, fig. **24**, de l'autre les plaques polygonales bien isolées en tout sens de *Fausta nemorum*, fig. **29**.

[1] Les caractères dont nous parlons ne sont pas toutefois d'une raideur absolue; il existe des espèces, dans le groupe, où la larve nouveau-née est fusiforme et presque entièrement blanche (*Pelleteria prompta*).

[2] Les plaques chitineuses décrites par Nielsen (09) chez *Steiniella callida* Meig. et représentées dans sa figure 54 sont de ce même type.

Dans un second groupe, la squamelle est remplacée par un semis plus ou moins dense de nodules punctiformes ou un peu allongés, circonscrit par un contour polygonal ou presque orbiculaire : *Echinomyia fera*, FIG. 27, *Ech. grossa*, *Fabricia ferox*. Chez *Cuphocera ruficornis*, on trouve des plaques sombres entourées, surtout sur les côtés et en arrière, d'une rangée de nodules punctiformes faisant le passage au type précédent.

Une question histogénétiquement intéressante serait celle de savoir comment se relationnent les accidents cuticulaires avec les cellules sous-jacentes et par suite quelle idée on peut se faire de leur genèse. Les données recueillies dans cette direction ne sont pas nombreuses. Nous avons remarqué toutefois que si une plaque peut correspondre assez exactement à une cellule, il y a des cas où il faut manifestement l'attribuer à plusieurs, de même que l'on doit inversement, dans d'autres cas, rapporter à une cellule unique des ensembles cuticulaires multiples, comme les plaques dentées. On a toujours affaire à des localisations, en étendue et en qualité, du travail chitinogène, mais les zones actives peuvent appartenir à une même cellule et produire un ensemble complexe, ou appartenir à plusieurs cellules associées harmoniquement et produire un tout unique d'apparence homogène.

Protection de l'espèce contre les dangers inhérents au procédé de prise de possession de l'hôte.

Il se peut qu'un hôte approprié ne se présente pas en réalité au voisinage immédiat de la petite larve, ou ne se présente que lorsqu'elle est trop épuisée pour entreprendre avec succès les manœuvres laborieuses de la prise de possession. Contre ce danger, l'espèce seule est armée efficacement par la nature et c'est précisément là la raison d'être de son exceptionnelle fécondité.

RÉAUMUR (1738) avait été très frappé de ce double fait que d'une part les mouches dont il s'agit produisent un nombre prodigieux de vers [1], et que, d'autre part, elles ne sont pas plus communes que d'autres, dont les ovaires ne contiennent que deux œufs [2]. Pour l'expliquer, il supposait que « les vers des premières ont été destinés apparemment à nourrir d'autres insectes auxquels il en échappe très peu » (*op. cit.*, t. IV, p. 417).

[1] La femelle d'*Echinomyia* qu'il a disséquée en produisait 20000, d'après ses calculs, et SIEBOLD (38) pense que ce chiffre ne doit pas être très exagéré.

[2] Il s'agit peut-être d'un *Mesembrina*.

Il nous paraît plausible que le maintien de ces espèces dans de justes bornes tient avant tout à ce qu'un petit nombre seulement des larves disséminées par la mère arrive à s'installer chez un hôte approprié, et qu'un plus petit nombre franchit avec bonheur les étapes périlleuses ultérieures.

C'est une loi biologique très facile à dégager du rapprochement des groupes parasitiques déjà étudiés, que plus abondent les probabilités de vie et les soins donnés individuellement par la mère, plus le nombre global des germes est réduit. Dans le groupe I, où l'avenir de l'œuf est en quelque sorte assuré par son collage sur un hôte dûment choisi, les espèces sont peu prolifiques. Elles le sont prodigieusement dans les groupes II et IV où les larves sont semées loin de leurs hôtes et condamnées à affronter, passivement ou activement, des dangers auxquels quelques-unes seulement peuvent échapper.

Des dangers précoces, liés aussi, semble-t-il, à l'abondance des germes et contribuant à leur élimination partielle, les saisissent soit dans les ovarioles, où des chambres dégénèrent parfois en grand nombre [1], soit dans l'organe incubateur, où l'on voit fréquemment des œufs tout blancs, parmi les autres où la larve est déjà reconnaissable. Ce sont là sans doute des effets d'une nutrition insuffisante, liée elle-même au grand nombre. S'ils ne vont pas jusqu'à arrêter complètement le développement de l'œuf dans les organes maternels, on conçoit néanmoins qu'ils puissent se manifester après l'éclosion par cette faiblesse congénitale constatée un peu plus haut, qui rend la larve incapable de s'introduire chez son hôte, même quand il se présente à elle.

Sur quelques divergences entre les données de la littérature et nos résultats.

I. Bien que nous ayons pu confirmer en général les très intéressantes conclusions publiées par Townsend d'après *Eup. magnicornis* (08), nous devons y signaler quelques points de détail où la coïncidence avec celles que nous a fournies *Ech. fera*, notamment, n'est pas complète.

D'après l'observateur américain, la jeune larve de *magnicornis* est solidement attachée sur son support par l'intermédiaire d'une cupule membra-

[1] La dégénérescence retentit fréquemment sur le follicule. C'est à un cas de ce genre que se rapportent les cellules épithéliales reproduites, fig. 31.

neuse où son extrémité postérieure demeure engagée. Elle reste ainsi assujettie jusqu'au moment où une chenille venant à passer elle se dégage en abandonnant son support.

Au sujet de cette espèce de coupe, sur la nature de laquelle l'auteur ne s'explique pas, remarquons avant tout que c'est, suivant toute vraisemblance, la double enveloppe chiffonnée, signalée un peu plus haut en parlant de l'éclosion, savoir le chorion et la membrane vitelline. Sa présence dans les conditions décrites prouve que la larve a été expulsée non éclose ou incomplètement éclose et que l'on a affaire à un cas d'ovilarviparité. Les cas de ce genre peuvent être fréquents. Il n'est pas d'ailleurs impossible que la dépouille chiffonnée soit rendue adhésive par la gouttelette de liquide exuvial dont nous avons constaté l'existence dans l'éclosion de *Meigenia*. Mais ni la présence de cette dépouille à la partie postérieure des larves en attitude d'affût, ni l'adhérence de ces larves sur leur support ne sont la règle; ce sont les larves elles-mêmes qui se tiennent en place ou qui changent à leur gré de station, comme il ressort des expériences rapportées plus haut.

Nous n'avons jamais observé que les larves fussent déposées sur le fil de soie laissé par une chenille et nous serions porté à considérer cette circonstance comme secondaire dans le processus, au moins pour nombre d'espèces. Bien plus, d'après certains indices qui ne paraissent pas dépourvus de valeur, c'est quelquefois sur un support quelconque et non pas nécessairement sur les parties vertes d'une plante que les larves seraient disséminées au voisinage de l'hôte [1].

II. Un désaccord plus profond nous sépare de Marchand (96) et de Nielsen (09), qui admettent la dissémination directe des larves sur le corps de l'hôte, le premier pour *Echinomyia fera*, le second pour *Panzeria rudis*.

Que la dissémination au voisinage de l'hôte soit le processus employé typiquement et régulièrement par *E. fera*, on ne peut plus, croyons-nous, le mettre en doute et bien que *Panzeria* nous soit personnellement moins connu, on peut affirmer que les caractères propres du groupe y sont trop

[1] Une femelle d'*Ech. fera*, capturée le 22 octobre 1906 et mise à cohabiter avec des chenilles de *Plusia aurifera*, ne commença à déposer des larves *retrouvées* que le 3 novembre, ce qui permet de supposer avec assez de vraisemblance que ces larves étaient les premières de la portée. Or, cette mouche mourut 10 jours après, l'utérus incubateur presque entièrement vidé, sans qu'on ait pu retrouver dans l'intervalle, malgré une exploration attentive des feuilles et des chenilles, plus d'une vingtaine de larves. Il semble donc que la très grande majorité de la portée globale, peut-être plus d'un millier de vers, aient été simplement disséminés sur les parois ou le sol de la cage, où il aurait été d'ailleurs très difficile de les remarquer.

nettement réalisés, chez l'œuf comme chez la larve, pour ne pas rendre très improbable un autre mode de parasitation.

La seule question qui pourrait peut-être encore se discuter serait celle de savoir si le processus typique peut souffrir quelques exceptions; si la mouche peut, à la vue d'une chenille, être incitée à disséminer ses larves non seulement dans son voisinage, mais aussi, accidentellement, sur elle : les faits ne semblent pas exiger qu'on le nie absolument.

Mais ce n'est pas de cas exceptionnels que parle MARCHAND. Cet observateur a vu sous la loupe la mouche, posée sur une chenille de *Pieris*, allonger son tube ovipositeur et le manœuvrer en cherchant un stigmate; il a vu onze chenilles visitées de cette même façon en moins de cinq minutes et, la dernière chenille examinée, il y a trouvé une larve à l'ouverture du VIIe stigmate, qui s'apprêtait à disparaître dans la chenille, d'où il conclut en généralisant :

« La femelle de l'*E. f.* ne livre donc pas ses larves au hasard, en les déposant sur le corps de ses victimes, mais bien à l'ouverture des canaux trachéens, et ne les abandonne que lorsqu'elles sont en partie introduites dans les chenilles nourrices.... Insuffisamment armée pour percer la peau chitineuse de la chenille, elle peut, au contraire, déchirer facilement les fines trachées dans lesquelles elle s'introduit, et se repaître à son aise ». (Op. cit., p. 133.)

Nous regrettons sincèrement la position qui nous est faite par des affirmations si précises, mais nous ne croyons pas qu'il soit possible aujourd'hui de les accepter sans les restrictions les plus formelles. Il n'est pas possible d'admettre que la larve de cette mouche soit astreinte à pénétrer par un stigmate, quand on trouve par centaines, sur des chenilles de *Brotolomia meticulosa* [1], p. ex., des cas de perforation par un point quelconque du tégument et que l'on peut contrôler la parfaite intégrité de tous les stigmates. MARCHAND est le premier, à notre connaissance, qui ait cherché à appuyer objectivement l'idée de la pénétration par ces organes, mise tout d'abord en avant par DUFOUR, mais peu d'exemples pouvaient être plus mal choisis que celui d'*Echinomyia fera*, et le fait rapporté, s'il est exact, doit être tenu pour très exceptionnel. C'est le moins qu'on en puisse dire.

[1] L'observation en nombre de cette chenille et de ses parasites m'a été facilitée, durant mon séjour à Sarria, par le concours dévoué d'un jeune entomologiste, M. D. VENTALLO, aujourd'hui Pharmacien à Barcelone.

Groupe V. Espèces disséminant probablement au voisinage de l'hôte des larves éclosantes ou écloses.

Enumération des espèces.	Indication générale des hôtes.
Bigonichæta setipennis FALL.	Forficules.
Eriothrix rufomaculatus DEG. (= *Olivieria* [*lateralis* PANZ.)	?
Glaucophana Amasiæ B.B.	?
Macquartia chalconta MEIG.	?
Myiocera carinifrons FALL.	?

Ce groupe, formé comme le précédent d'espèces larvipares ou ovilarvipares, est beaucoup moins homogène et sera très vraisemblablement démembré dès que l'on connaîtra mieux les unités que nous y rangeons provisoirement. Ces espèces sont modérément prolifiques. Celle que nous avons pu le mieux étudier parasite les forficules; on l'aurait obtenue aussi de diverses chenilles, notamment de *Notodonta tremula* CLERCK (VAN DER WULP), mais peut-être convient-il d'attendre la confirmation de ce renseignement. Nous bornerons notre étude à des indications très sommaires.

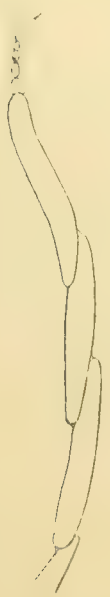


FIG. 8*t*. Ovariole de *Bigonichæta setipennis* au 2e jour après l'éclosion. Gr. : 45.

Appareil femelle, FIG. 8*t*, 9*t*.

Chez *Bigonichæta*, les ovaires jeunes sont massifs, volumineux relativement à la taille de la mouche et assez allongés. Ils comprennent environ 40 ovarioles à développement très précoce, où l'on compte dès le deuxième jour après l'éclosion, peut-être dès l'éclosion, 3-4 œufs de taille définitive, empiétant les uns sur les autres, et un petit nombre de chambres demeurées très jeunes, FIG. 8*t*. C'est, à ce qu'on voit, la réapparition du cas offert dans le groupe I par *Thrixion Halidayanum* et dans le groupe II par *Ceromasia rufipes*. Il semble d'ailleurs que les œufs précocement développés représentent la totalité de la portée effective de la mouche. Ils commencent très tôt à descendre dans l'utérus, même en l'absence de l'accouplement, mais ils ne sont pas remplacés dans les gaînes, si bien qu'un utérus bourré d'œufs va toujours avec des ovaires petits, défraîchis et épuisés, FIG. 9*t*, *B*.

Les trompes sont courtes. L'utérus antérieur est assez long et mince. Il existe trois spermathèques à capsule un peu piriforme, très courtement pédicellées. Les glandes accessoires sont très ramassées, pourtant un peu plus longues que larges, et s'atténuent en un court pédoncule.

L'utérus postérieur non gravide a la forme d'un conduit court, FIG. 9*t*, *A*, proportionnellement plus long toutefois que celui des espèces ovipares du groupe I, beaucoup moins encombré de trachées que dans le groupe IV. A mesure que les œufs s'y accumulent, il s'allonge beaucoup sans s'élargir dans les mêmes proportions et s'enroule en une spirale plate qui remplit la cavité de l'abdomen (trois tours et demi, dans la femelle la plus avancée que nous ayons explorée, le dernier irrégulier). Les œufs se disposent transversalement en séries juxtaposées; on compte six séries dans la région moyenne.

FIG. 9*t*. Appareil femelle chez *Big. setipennis* : — *A*, au 2e jour, avant la descente des œufs (un seul ovaire représenté); — *B*, en pleine période de descente. Gr. : 8.

Chez l'exemplaire de *Glaucophana* le plus âgé que nous ayons disséqué, l'utérus postérieur s'est présenté comme un long boyau intestiniforme, remplissant la cavité abdominale de ses anses irrégulières et contenant une multitude de larves remuantes, bien que non écloses. Ces larves étaient disposées en long. La ressemblance avec *Bigonichæta* demeure au fond très grande.

Les autres espèces s'en éloignent davantage. Elles ont l'utérus postérieur modérément long, à l'état de gravidité, plus large à la région proximale qu'à la région distale et plus ou moins contourné en tire-bouchon. Les œufs y sont accumulés sans beaucoup d'ordre ou en long. Ces caractères tendraient à les faire placer dans le groupe suivant, si ceux de la larve n'obligeaient à les maintenir, au moins provisoirement, dans celui-ci.

Œuf et larve primaire.

L'œuf, chez *Bigonichæta* et *Glaucophana*, FIG. 21, 22, rappelle de très près celui du groupe précédent, et chez les autres espèces il ne s'éloigne de ce type que par des particularités très secondaires : forme très atténuée

aux deux bouts (*Myiocera*), profil beaucoup moins parallèle et plus convexe d'un côté (*Eriothrix*). L'appareil pneumatique est réticulé (*Bigonichæta*), ou en manchon continu (*Eriothrix*).

Il existe sur la cuticule de la jeune larve des accidents chitinisés rappelant de très près ceux décrits dans le groupe précédent. Ce sont des costules ou bandes étroites longitudinales (*Bigonichæta*, FIG. 26, *Eriothrix*), des costules transversales disposées en lignes discontinues ou continues sur le dos et se transformant sur les cotés en petites plaques (*Glaucophana*, FIG. 28), des squamelles juxtaposées en séries transversales (*Myiocera*), ou des plaques peu saillantes (*Macquartia*).

La forme générale du corps est plus svelte que dans le groupe IV, l'armure buccale plus grêle. La partie exsertile de cette armure est exceptionnellement mince et en stylet linéaire chez *Bigonichæta*, bien que destinée à perforer le tégument relativement coriace des forficules.

La présence des accidents tégumentaires fait supposer que la pénétration dans l'hôte ne suit pas immédiatement l'éclosion ou le dépôt par la mère; par suite, que ce dépôt pourrait bien avoir lieu, comme pour le groupe précédent, au voisinage de l'hôte; néanmoins les observations positives font totalement défaut sur ce point. Il faut remarquer de toute manière que la pénétration de *Bigonichæta* n'a pas lieu par un point quelconque du tégument de l'hôte, mais uniquement par une place de choix : membrane mince du cou ou d'un intersegment de la forficule. Cette circonstance implique, croyons-nous, de la part de la larve, une période de déplacements libres, car il n'existe jusqu'ici aucun exemple d'un semblable choix fait par la mouche elle-même.

Groupe VI. Espèces déposant sur le corps de l'hôte des œufs sur le point d'éclore, ou des larves écloses.

Enumération des espèces.	Indication générale des hôtes.
Blepharidea vulgaris FALL.	Chenilles nombreuses (*Pieris*, *Vanessa*); cité d'un coléoptère adulte, *Procrustes coriaceus* L.
Bucentes geniculata DEG.	?
Cyrtophlebia elata MEIG.	?
» *ruricola* MEIG.	Chenilles, surtout *Spintherops Spectrum* ESP.
Exorista affinis FALL. (= *Parexorista polychæta* RND.)	Chenilles diverses (*Arctia*, *Saturnia*).

Hyria tibialis Fall.	Chenilles diverses *(Vanessa, Mamestra).*
Leskia aurea Fall.	» *(Sesia, Tortrix).*
Melania volvulus F.	?
Myiobia inanis Fall.	?
Paraplagia trepida Meig.	Chenilles *(Hadena, Spintherops)* et fausses chenilles *(Lophyrus pini).*
Plagia ruralis Fall.	Chenilles nombreuses (*Arctia, Plusia, Vanessa*).
Thelaira nigripes F. (= *leucozona* Panz.)	Chenilles nombreuses *(Arctia, Cucullia, Bombyx*).
Uclesia fumipennis Girschner.	Chenille de *Chondrostega Vandalicia* Mill.

Espèces ovilarvipares ou larvipares, comme dans les deux groupes précédents; mais ici les jeunes vers, au lieu d'être disséminés sur un support intermédiaire, sont directement déposés sur le corps de l'hôte; ils n'ont pas, par suite, à traverser une période d'attente, avant de s'installer.

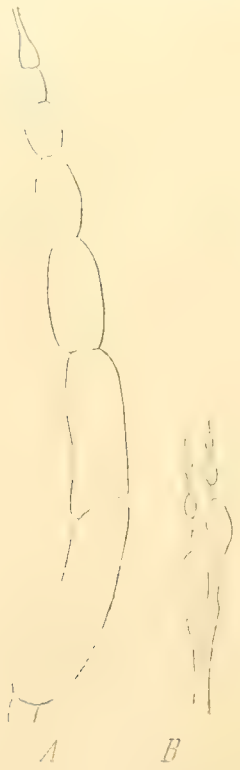


Fig. 10 *t*. Ovarioles de *Blepharidea vulgaris* : — *A*, à l'éclosion (sept chambres ovocytaires, la dernière non séparée de la terminale); — *B*, deux ovarioles après la descente dans l'utérus incubateur de toute la portée; il y reste seulement deux ou trois chambres demeurées jeunes. Gr. : 45.

Le groupe est d'une assez grande homogénéité si l'on excepte *Thelaira nigripes* qui, par son utérus incubateur, constitue comme un terme de passage au groupe V.

Ce groupe correspond, sans s'y superposer très rigoureusement, à la division 3 de Townsend, caractérisée par la » supracutaneous host-larviposition «. La différence, que nous considérons comme d'ordre secondaire, tient à ce que la caractéristique de Townsend suppose des espèces strictement larvipares.

Appareil femelle, fig. 10 *t*, 11 *t*.

Beaucoup moindre que dans le groupe IV, la prolificité chez ces espèces est néanmoins plus grande que dans le groupe I, dont elles se rapprochent parfois au point de vue des soins maternels.

Les ovaires constituent, à l'éclosion, deux paquets assez volumineux, ovoïdes ou oblongs, qui s'épuisent successivement pendant la des-

cente des œufs en se réduisant considérablement. Cette circonstance, nettement saisissable sur les croquis comparatifs, FIG. 10*t*, *A* et *B*, montre que le fonctionnement de la chambre terminale n'est pas continu, et que les ovocytes déjà descendus ne sont pas remplacés, en général du moins (*Bleph. vulgaris*, *Cyrtophl. ruricola*).

Le nombre des ovarioles, chez les espèces où nous avons pu l'évaluer, est compris pour chaque ovaire entre 15 (*Bleph. vulgaris*) et 54 (*Plagia elata*). Il dépend d'ailleurs beaucoup — et c'est là une remarque à étendre à toutes les espèces de muscides exposées à des conditions de vie pouvant être très inégalement favorables pour les divers individus, — de la taille et de la robustesse de la mouche : chez *Bleph. vulgaris*, où nous l'avons évalué sur des coupes avec toute la rigueur désirable, il varie du simple au double (15-30).

On compte fréquemment, à l'éclosion, 6-7 chambres ovulaires, la terminale non comprise, FIG. 10*t*, *A*. Elles sont de dimensions régulièrement croissantes de haut en bas et il n'y en a guère qu'une où les nourricières soient résorbées et l'ovocyte entièrement développé [1]. Le rapprochement des états *A* et *B* montre que les ovocytes des 3-4 chambres inférieures sont seuls appelés à se développer, chez *Blepharidea*, et seuls doivent entrer en ligne de compte pour l'évaluation de la portée effective. Les autres demeurent jeunes jusqu'à la mort de la mouche — du moins en captivité —, quand ils n'entrent pas en dégénérescence [2]. Le nombre des ovocytes qui se développent est un peu variable avec les espèces (4-5 chez *Hyria*).

Les trompes et l'utérus antérieur sont du type ordinaire.

Il existe trois spermathèques courtement pédicellées et à pédoncule généralement géniculé. Par une exception jusqu'ici unique, leur capsule chitineuse est hyaline chez *Paraplagia trepida*.

Les glandes accessoires, toujours en forme de cœcum, et généralement rattachées à la base de l'ovaire correspondant, peuvent être longues et filiformes (*Bleph. vulgaris*), ou courtes. Dans le dernier cas, de beaucoup le plus fréquent, les trompes et l'utérus antérieur étant eux-mêmes courts,

[1] Il peut y en avoir plusieurs lorsque la descente n'a pas lieu, par suite de l'absence de fécondation (trois chez *Cyrtophlebia elata*).

[2] Des phénomènes de régression, saisissables surtout chez les folliculaires et les nourricières, peuvent se montrer dès l'éclosion de la mouche dans les chambres appelées à ne pas se développer (*Blepharidea vulgaris*).

l'ensemble présente une disposition caractéristique de toute une série d'espèces, FIG. **11** *t*, *C* (*Uclesia fumipennis*, *Paraplagia trepida*, *Plagia ruralis*) [1].

L'utérus postérieur est conformé en organe incubateur intestiniforme. A l'état de vacuité, c'est un conduit de longueur médiocre, de calibre uniforme, FIG. **11** *t*, *A*, *C*, desservi par une grande abondance de trachées. A l'état de réplétion, il se présente le plus souvent comme un boudin en massue, dont la tête commence immédiatement en arrière de la chambre d'imprégnation, FIG. **11** *t*, *B*; ce boudin décrit d'ordinaire, dans la cavité abdominale, une ou deux boucles irrégulières, ou se tord sur lui-même en une spirale lâche. Les œufs s'y disposent transversalement, en plusieurs rangées ordonnées et les pôles de même nom d'un même côté (*Blepharidea vulgaris*, *Exorista affinis*, *Melania volvulus*, *Myiobia inanis*, *Thelaira nigripes*), ou en long et sans ordre (*Paraplagia trepida*). A une époque assez avancée de la gestation, on trouve chez quelques espèces des larves écloses, à la région distale de l'organe; elles y sont orientées sans ordre.

FIG. **11** *t*. Appareil femelle dans le groupe VI, d'après des préparations étalées sur porte-objet : — *A*, chez *Blepharidea vulgaris* avant la descente des œufs dans l'utérus incubateur (ovaires très grands, utérus postérieur court et de même largeur partout); — *B*, chez la même espèce après la descente (ovaires très réduits, offrant à leur base des *corps jaunes*; utérus postérieur distendu et en massue); — *C*, chez *Uclesia fumipennis* avant la descente des œufs (permathique à plaque génitale, glandes accessoires courtes, rattachées à la trompe correspondante) Gr. : 8.

Chez *Thelaira nigripes*, l'utérus postérieur est d'un type long et contourné en spirale plate, comme dans le groupe IV et dans quelques espèces du groupe V. Par là l'espèce se rapprocherait de *Bigonichæta*; nous la maintenons dans le groupe des *Cyrtophlebia* à cause des caractères tégumentaires de la larve I.

La plaque sous-génitale est très sensiblement plus grande et plus saillante que dans le groupe précédent, parfois cymbiforme et prolongée au-delà de la plaque suranale. Elle ne saurait représenter néanmoins un appa-

[1] Cette disposition est également réalisée chez *Eriothrix rufomaculatus*, que nous avons été amené à placer dans le groupe V.

reil de perforation; on peut supposer tout au plus qu'elle constitue un instrument auxiliaire destiné peut-être à écarter les poils ou les piquants de la chenille et à préparer la place où l'œuf doit être déposé.

L'œuf, FIG. 32-38.

Allongé comme dans le groupe précédent, à peu près de mêmes dimensions ou un peu plus petit, il est sensiblement moins parallèle, moins régulier, convexe du côté ventral et souvent assez atténué en arrière, ou même aux deux extrémités. Sa longueur varie, dans les neuf espèces que nous avons soumises aux mensurations, de 867 (*Paraplagia trepida*) à 460 μ (*Plagia ruralis*), et sa largeur de 230 (*Uclesia fumipennis*) à 102 μ (*Hyria tibialis*), le rapport de ces deux dimensions étant compris entre 4,2 (*Thelaira nigripes*) et 2,5 (*Uclesia*).

Il n'existe pas de surface d'assiette, la section transversale étant toujours circulaire.

La coque est mince, très flexible ou assez flexible, et offre comme sculpture le fin pointillé et le polygonage ordinaires, ce dernier souvent très indistinct. Il n'y a ordinairement pas de différence entre la surface dorsale et la surface ventrale, les deux montrant, sur les coupes, les mêmes caractères structuraux et la même tendance à se plisser sous l'action des réactifs contractants. Pourtant, chez *Blepharidea* — et il est possible que cette remarque s'applique à d'autres espèces, nos observations étant assez incomplètes à ce point de vue, — on peut relever entre les deux côtés des caractères différentiels très nets : existence, du côté dorsal, d'une épaisseur et d'une résistance aux flexions plus grandes, d'une sculpture plus forte, d'une plage antérieure différenciée en appareil pneumatique, toutes particularités indiquant que l'œuf est destiné à être pondu avant l'éclosion. Sa face ventrale, par laquelle il sera appliqué sur le corps de la chenille, se distingue même de la face opposée par une teinte un peu plus pâle et il est possible qu'elle soit légèrement adhésive.

Le micropyle, situé au pôle antérieur, est pertusiforme et occupe le centre d'une rosace irrégulière plus ou moins nette. Le conducteur micropylaire peut paraître absent (*Blepharidea vulgaris*, *Thelaira nigripes*), ou se montrer comme un bouchon muqueux de forme quelconque (*Paraplagia trepida*), ou s'allonger en panache (*Plagia ruralis*).

Il existe, comme dans les groupes IV et V, un appareil pneumatique

indistinct tant que le chorion est imbibé de liquide interstitiel, mais apparaissant, grâce à l'air qui l'envahit, dès que l'embryon respire activement. Il est constitué par des puits punctiformes étroitement juxtaposés et formant par leur ensemble soit un polygonage régulier (*Thelaira*, FIG. 36), soit, plus fréquemment, une plage continue (*Cyrtophlebia*, FIG. 33). Dans l'un comme dans l'autre cas, il existe des régions réservées où la différenciation pneumatique fait défaut.

Eclosion; prise de possession de l'hôte.

Nous avons fait remarquer déjà que l'éclosion a lieu tantôt dans l'utérus incubateur, tantôt au dehors. A plusieurs reprises nous avons rencontré des larves écloses chez des femelles venant de mourir et d'autres observations non moins positives plaident pour l'éclosion à l'air. Faut-il admettre que les deux variantes peuvent indifféremment et au gré des circonstances extérieures se présenter chez la même espèce; ou bien, qu'en prenant les termes en toute rigueur, telle espèce est larvipare, telle autre ovipare? Nous ne le déciderons pas. Et ce n'est pas la précision de ce point très secondaire qui permettrait de caractériser le groupe au point de vue de la prise de possession de l'hôte. Une circonstance autrement importante à ce point de vue, c'est que la jeune larve, quel que soit l'instant précis de l'éclosion, n'est pas condamnée à traverser toute une période d'attente entre sa venue au jour et sa pénétration dans le corps de son hôte, mais est mise en sa possession par la mère, soit immédiatement et réellement, soit d'une manière équivalente.

Aussi n'observe-t-on chez elle ni les attitudes spéciales, ni les particularités tégumentaires que nous avons eu à décrire dans le groupe IV. Elle a simplement la forme, la vestiture et les allures communes des autres larves de Tachinaires.

L'observation la plus précise que nous ayons recueillie sur la prise de possession se rapporte à *Cyrtophlebia ruricola*. Quelques femelles de cette espèce, élevées en cage avec des mâles à partir de leur éclosion, s'accouplèrent dès le 2e jour — la *copula* ne semble pas se répéter, ce qui serait d'ailleurs impossible vu les modifications qui surviennent dans l'organe incubateur — et l'évolution de la portée suivit son cours régulier. Une grosse chenille de *Sphintherops spectrum*, hôte ordinaire de l'espèce, ayant été introduite dans la cage sans attirer tout d'abord, apparemment, l'attention

des mouches, en fut retirée trois jours après, ayant sur la surface dorsale et sur les flancs plus de 30 œufs irrégulièrement disséminés. Aucun doute n'était possible sur l'identification de ces œufs. Ils étaient faiblement adhérents, affaissés et chiffonnés; la plupart laissaient voir par transparence l'armature de la larve morte et déjà desséchée. A l'autopsie de la chenille, une seule larve fut retrouvée libre dans la cavité générale.

En dépit de son caractère quelque peu artificiel, on peut admettre que cette expérience reproduit, dans leurs traits essentiels, le mode d'éclosion de la jeune larve sur le corps même de l'hôte et sa pénétration sur place. Les cas assez nombreux où nous avons observé des éclosions intra-utérines étaient relatifs principalement — peut-être exclusivement — à des femelles mortes au moins depuis plusieurs heures et admettrait-on que ces éclosions fussent normales, on ne pourrait pas supposer que le sort ultérieur des larves dut être très différent de celui qui les attend quand elles sont expulsées non écloses. L'œuf semble destiné plutôt à être collé sur le corps de l'hôte, mais pour un moment, l'acte en quelque sorte fonctionnant sans doute comme le déterminant de l'éclosion; la coquille n'avait besoin ni d'être bien adhésive, ni d'avoir une surface d'assiette, ni d'offrir une solidité comparable à celle qui a été signalée dans les groupes I et II.

La mort en masse de la presque totalité des larves constitue sans doute une circonstance très anormale. Faut-il la rattacher à une maturité incomplète, à une faiblesse congénitale tenant à la captivité de la mère, à la trop grande dureté de la peau de la chenille? Toutes ces causes pouvant paraître également plausibles sans être nécessairement vraies, mieux vaut constater simplement le fait. Il est juste de remarquer pourtant que la chenille dont il s'agit était à son dernier âge et commençait à se vider pour la chrysalidation, lorsqu'elle a été retirée de la cage.

Le rôle des organes maternels dans l'incubation intra-utérine. Le sort de la paroi utérine.

La question se pose assez naturellement, au sujet des espèces à incubation intra-utérine des groupes II-VI, de savoir quel est, vis-à-vis de l'embryon, le rôle de la mère; s'il est limité à une simple protection mécanique, ou s'il va jusqu'à la nutrition et dans quel sens.

Il n'est pas très difficile d'éliminer comme insuffisante la première hypothèse et on ne peut guère, à constater l'accroissement manifeste du

contour de l'œuf, dans le cas des coques minces (*Micropalpus*, FIG. **17**, *A* et *B*), mettre en doute la réalité d'une certaine influence nutritive. Comment s'exerce-t-elle?

Nous ne mentionnerons que pour mémoire une opinion de SASAKI (86) d'après laquelle la larve d'*Ugimyia* pourrait projeter à travers le micropyle la partie antérieure de son corps et happer, pour s'en nourrir, la couche gélatineuse de l'œuf, celle-ci étant considérée comme un produit d'activité des glandes accessoires. Outre que l'origine de cette couche est toute différente, ainsi que nous aurons à l'établir dans un prochain travail, sa destination comme celle du micropyle est nettement fixée dans un autre sens; le micropyle, au surplus, est d'un autre ordre de petitesse que l'armure buccale.

Une intervention des glandes accessoires pourrait être supposée *a priori* avec moins d'invraisemblance. Il paraît bien démontré, en effet, qu'elles se différencient, chez les diptères piqueurs, où la viviparité se complique d'une gestation post-embryonnaire, en véritables glandes nourricières. Les observateurs qui se sont récemment occupés des *Glossines*, ce groupe de mouches hématophages dont l'intérêt scientifique s'est si subitement accru par la découverte de leurs rapports avec les trypanosomiases, MINCHIN (05), STUHLMANN (05), ROUBAUD (09*a*, 09*b*) reconnaissent dans leurs glandes accessoires des adaptations très comparables à celles décrites antérieurement chez les pupipares par LEUCKART et PRATT [1]. ROUBAUD n'hésite pas à pousser jusque dans les détails le rapprochement avec une glande galactogène et parle même d'une tétine contre laquelle la larve appliquerait son orifice buccal.

Rien de comparable ne peut être admis dans les espèces qui nous occupent. Bien qu'il soit difficile de préciser en général le rôle des glandes accessoires, on ne peut s'arrêter ici à l'idée d'un rôle nourricier, d'abord parce qu'elles ne sont pas plus développées que dans les espèces strictement ovipares du groupe I et aussi parce qu'elles n'augmentent pas durant la gestation, comme cela devrait être si cette période était celle de leur plus grande activité fonctionnelle.

Est-ce l'épithélium utérin qui assumerait un rôle nourricier plus ou moins comparable à celui des follicules ovulaires ou des cellules de cyste

---

[1] HOLMGREN (04) a attribué à *Mesembrina meridiana* des évaginations utérines spéciales et supposé qu'elles représentent vraisemblablement des glandes galactogènes dont la sécrétion servirait à l'alimentation de la larve. Mais CHOLODKOWSKY (08), reprenant l'examen de cette même espèce, n'y a rien trouvé de pareil; nous n'avons pas été plus heureux que lui.

du testicule? L'examen comparatif de cet épithélium dans l'utérus vierge et dans l'utérus gravide n'est pas, au premier coup d'œil, défavorable à cette idée. Dans le premier cas les cellules sont relativement riches en cytoplasme, et apparaissent dans les coupes transversales de l'organe comme des éléments hauts et serrés, FIG. **40**. Dans le second elles sont à peine visibles sur les coupes transversales correspondantes, mais se montrent, sur les préparations *in toto* de la paroi, comme des éléments d'aspect endothélial, reconnaissables à leur noyau, laissant transparaître d'ailleurs tous les détails de la couche musculaire sous-jacente, FIG. **41**. On pourrait attribuer le changement à un passage de substances de la cellule épithéliale aux embryons contenus dans l'organe. Mais il semble tenir plutôt à l'étirement mécanique subi en largeur comme en longueur par les cellules, dès que les œufs s'accumulent dans l'organe incubateur; il se présente avec les mêmes caractères, soit dans les cas normaux où les œufs se développent, soit dans les cas anormaux où, la fécondation ayant fait défaut, ils ne se développent pas.

Ces divers modes d'intervention éliminés, on ne peut guère rattacher la nutrition intra-utérine des embryons, quand elle existe, qu'à des échanges lents, bien que réels, avec l'hémolymphe. Nous ne voulons parler que d'échanges réalisés par voie de diffusion physiologique au travers du chorion et des structures sous-jacentes, nullement d'échanges massifs, supposant de la part de la jeune larve une ingestion de sang maternel. Rien ne serait moins fondé qu'une telle idée. Il est remarquable en effet que les larves des muscides qui nous occupent, même quand elles éclosent avant d'être expulsées, même lorsque la mère étant morte accidentellement avant de s'en être délivrée elles perforent la paroi utérine et se répandent dans la cavité générale, sont trouvées l'intestin vide et conservent leur taille telle quelle, tandis qu'elles absorbent du sang et grossissent dès qu'elles pénètrent dans la cavité générale d'un autre insecte [1].

---

[1] Nous ne saurions abandonner cette question sans rapprocher nos résultats de ceux récemment publiés par CHOLODKOWSKY sur les mouches vivipares (08).

Rappelons tout d'abord que cet observateur admet, chez certaines mouches dont l'œuf est muni d'une gouttière dorsale à bords relevés, l'existence d'un « placenta ovarica ». C'est une bande épaissie de l'épithélium folliculaire, dont les produits de sécrétion ou de dégénérescence pourraient pénétrer dans l'œuf et lui apporter un complément de matériaux nutritifs.

Nous considérons aussi comme possible, probable même, l'introduction dans l'œuf, à la faveur des pores du chorion, de matériaux dissous dans le liquide interstitiel où il baigne, mais nous ne croyons pas que l'élaboration de ces substances soit la raison d'être de la différenciation épithéliale

Groupe VII. Espèces introduisant dans le corps de l'hôte, au moyen d'instruments de perforation et d'inoculation distincts, des larves écloses ou sur le point d'éclore.

Énumération des espèces.	Indication générale des hôtes.
Compsilura concinnata Meig. (= *Machaira serriventris* Rnd.).	Très nombreuse liste de chenilles et de fausses-chenilles (personnellement nous l'avons obtenu de 12 espèces).
Dexodes nigripes Fall.	Chenilles de Bombycides (Townsend).
Vibrissina demissa Rnd.	?

Ce groupe, remarquable par son originalité et son homogénéité, correspond à la division 4 de Townsend. Les espèces étudiées par l'observateur américain sont les deux premières de la présente liste.

Appareil femelle et œuf.

Les espèces sont d'une fécondité modérée, mais la mère place individuellement chaque larve dans les conditions d'existence les plus favorables.

dont il s'agit; nous ne croyons pas, par suite, qu'il y ait lieu de parler de placenta. La croissance en hauteur des cellules épithéliales est en relation avec l'édification de la gouttière, laquelle, à son tour, n'est qu'un appareil pneumatique, ainsi que nous avons pu nous en convaincre sur une espèce demeurée malheureusement indéterminée, par suite d'un accident de transport. Une différenciation tout à fait analogue s'observe dans toutes les régions où doit se former une saillie un peu prononcée du chorion, p. ex. au pôle postérieur du follicule, chez *Carcelia Cheloniæ*, dont l'œuf se prolongera en pédoncule.

Un autre point traité par Cholodkowsky nous intéresse ici plus directement, ce sont les rapports entre les parois de l'utérus incubateur et les œufs en voie d'incubation. Chez les *Sarcophaga*, les œufs sont isolés les uns des autres par de minces cloisons pelliculaires dépendant des parois et représentant des restes de plis épithéliaux dont les cellules, aussi bien que le liquide contenu primitivement dans les anfractuosités qu'elles circonscrivaient, semblent avoir été utilisées par l'œuf. Chez les Tachinaires, les œufs seraient pareillement environnés d'enveloppes minces en continuité avec la paroi; cependant l'auteur ne peut rien dire encore de précis sur le mode de formation de ces enveloppes, ni décider si elles prennent part à la nutrition de l'œuf.

Nous n'avons pas étudié histologiquement l'utérus incubateur des *Sarcophaga*. Celui des Tachinaires vivipares, à l'état de non-gravidité, s'est toujours montré comme celui de *Cyrtophlebia ruricola*, fig. 40, avec des saillies festonnées, mais sans véritables anfractuosités comparables à celles de *Sarcophaga*; les festons, d'ailleurs, doivent s'effacer à l'extension. A l'état de gravidité, nous n'y avons jamais remarqué les cloisons minces, interposées aux œufs, dont parle Cholodkowsky (*Blepharidea vulgaris*, *Echinomyia fera*, *Fausta radicum*, *Micropalpus pudicus*). Sur les coupes où les œufs sont intéressés transversalement, p. ex., on peut bien rencontrer, entre les coques minces, aisément reconnaissables, un coagulum plus ou moins abondant — produit de sécrétion des glandes accessoires? —, mais on voit la paroi utérine passer comme un pont au-dessus des œufs, sans pénétrer entre eux.

Les ovaires constituent, à l'éclosion, un faisceau de forme obconique avant la rupture des filaments terminaux, en pinceau après, comptant un nombre variable mais réduit d'ovarioles, 10-20 chez *Compsilura*.

A cette époque et dans cette espèce, un ovariole comprend 7-8 chambres ovulaires en plus de la chambre terminale, la plus ancienne contenant, chez quelques-uns, un œuf de grandeur presque définitive, FIG. **12***t*. Quinze

FIG. **12***t*. Ovariole de *Compsilura concinnata* à l'éclosion (extension insuffisante). Gr. : 45.

FIG. **13***t*. Appareil femelle dans le groupe VII : — *A*, appareil complet, à l'éclosion, chez *Compsilura* (préparation développée) ; — *B*, les parties visibles *in situ*, notamment l'utérus incubateur à l'état de gravidité chez *Vibrissina* ; — *C*, portion du même utérus plus grossi, avec les œufs disposés en une seule série. Gr. pour *A* et *B* : 8. *i*, inoculateur des œufs ; — *l*, lobes latéraux dépendant du VIe dorsite ; — *p*, perforateur ; — *v*, pièce de renforcement dépendant du Ve ventrite ; *r*, rectum.

jours après, il y en a en général trois dans ces conditions, chez les femelles inaccouplées qui meurent les œufs non descendus, ou descendus seulement en partie.

Les trompes, l'utérus antérieur, les trois spermathèques sont de forme et de dimensions communes.

Les glandes accessoires sont en cœcums modérément allongés, grêles et libres dans les deux espèces où on a pu les examiner (*Comps. concinnata*, *Vibr. demissa*).

L'utérus postérieur, en conduit court à l'état de non-gravidité, FIG. **13***t*, *A*, s'allonge démesurément pendant la descente des œufs en un organe

intestiniforme d'incubation, FIG. 13*t*, *B*. Les œufs s'y accumulent suivant un type de disposition tout différent de ceux que nous avons rencontrés jusqu'ici. Ils se placent en travers, les pôles de même nom du même côté, mais de manière à former une seule couche, si bien que l'organe se présente comme un ruban plat, FIG. 13*t*, *C*, non comme un boyau isodiamétral.

Le trait d'organisation le plus remarquable, dans ce groupe, consiste dans la terminaison extérieure de l'organe incubateur et dans les adaptations tégumentaires qui l'accompagnent.

L'organe qui représente cette terminaison est une pièce creuse modérément chitinisée, *i*, FIG. 13*t*, *A*, située au-dessous et au-delà des bourrelets poilus qui dissimulent l'anus; elle représente un pondoir, ou mieux un véritable inoculateur d'œufs, exactement comparable à l'aiguille creuse d'une seringue à injections.

Le pondoir est protégé et guidé dans ses mouvements de protraction et de rétraction par une forte pointe cornée, *p*, rappelant par sa forme le crochet caudal des scorpions, que l'on peut considérer comme un instrument de perforation préparant le trou d'entrée de l'inoculateur. C'est une pièce dépendant du VIe ventrite, creusée, sur son côté convexe, d'une rigole où se loge le pondoir et renforcée par un prolongement *v* du Ve ventrite. Au repos, tout cet ensemble de parties est couché sous l'abdomen. Deux lobes latéraux de forme ovale, *l*, dépendant du VIe dorsite, protègent en le dissimulant plus ou moins complètement le tube exsertile qui porte à la fois l'anus et le pondoir aciculaire.

L'œuf, FIG. 42 et 43, est conformé comme dans le groupe précédent, à chorion partout très mince et flexible, d'une structure insaisissable. Le micropyle, qui est terminal, est surmonté d'un conducteur micropylaire plus ou moins visible. La région micropylaire est sensiblement plus épaisse que le fond général, grenue et un peu surélevée.

Les mensurations exécutées pour deux espèces ont donné comme chiffres approximatifs :

	Compsilura	*Vibrissina*
Longueur de l'œuf	629 μ	680 μ
Largeur	221	238
Rapport des deux axes	2.9	2.75

Mise en possession de l'hôte.

On pourrait se demander tout d'abord si l'éclosion est intra- ou extra-utérine. Les faits ne permettent pas, jusqu'ici, de répondre catégorique-

ment; mais la question, ainsi qu'il a été remarqué à propos des groupes précédents, est tout à fait secondaire : parmi les espèces à incubation intra-utérine, plusieurs semblent mettre au jour des larves sur le point d'éclore ou déjà écloses, suivant les circonstances.

En fait, la seule femelle du groupe que nous ayons capturée en pleine période de ponte et disséquée vivante, un *Vibrissina*, avait toute la région distale de l'utérus incubateur chargée d'œufs vivants à terme, mais non éclos. L'éclosion eut lieu en quelques instants, pour un grand nombre, dès que le contenu de l'organe fut répandu sur le porte-objet, dans une goutte d'eau salée. Elle se faisait suivant le mode déjà décrit pour les autres œufs à coquille très mince et dépourvus de différenciations locales, par simple éclatement et libération progressive de la larve, grâce à des mouvements vermiculaires qui déterminent un chiffonnage de la dépouille.

Cette observation tendrait à faire admettre plutôt que la larve, même arrivée à sa pleine maturité embryonnaire, prolonge son séjour sous la coquille jusqu'au moment où un changement de milieu interviendra comme excitant pour déterminer son éclosion. Mais on ne saurait s'en autoriser pour nier que des éclosions intra-utérines puissent avoir lieu, par exemple lorsque le séjour de l'œuf se prolonge, par suite de l'absence d'un hôte approprié, et à plus forte raison lorsque surviennent des conditions plus anormales encore, telles que la mort de la mouche [1].

Œuf sur le point d'éclore ou larve déjà libérée, le parasite est directement introduit par la mouche dans le corps de l'hôte. Bien que nous ne possédions à cet égard aucune observation directe, l'existence d'un instrument d'inoculation doublé d'un instrument de perforation, d'une part, et de l'autre l'exclusion manifeste d'autres modes de prise de possession semblent

[1] Il suit de là qu'on ne saurait attribuer une signification décisive au fait que, dans une dissection de mouche, on trouverait l'abdomen plein de larves. Une semblable observation, rapportée par Wesché (06) au sujet de *Phorocera serriventris* Rnd. (*Comps. concinnata*), devrait être discutée avec soin en tenant compte des circonstances, notamment de l'état de la mouche. Townsend (08) rapporte de son côté que chez *Dexodes* l'utérus est ordinairement trouvé plein de larves vivantes, mais on ne voit pas, d'après son texte, s'il s'agit de larves déjà libres ou encore enfermées dans la coquille.

Il convient de remarquer d'ailleurs que, dans le cas d'œufs à coquille très mince, comme ceux dont il s'agit en général dans les groupes III-VII, la transparence est telle que l'on croirait aisément avoir affaire à des larves libres quand ces larves sont encore dans l'œuf. C'est ainsi que chez *Echinomyia fera*, où pourtant l'appareil pneumatique guide plus facilement l'observation, Marchand (96) a manifestement pris pour des larves écloses des embryons encore jaunes, alors que l'éclosion réelle, quand elle a lieu dans l'utérus, est bien postérieure à l'apparition de la teinte grise.

imposer celui-ci. On ne doit le considérer toutefois que comme un processus à soumettre au contrôle expérimental.

Mais, à vrai dire, on peut déjà considérer comme ayant le caractère d'une vérification les faits suivants : 1° la jeune larve occupe dans l'hôte une situation rigoureusement déterminée, entre la membrane péritrophique et l'épithélium intestinal; 2° cette particularité est liée à une différenciation très spéciale des accidents cuticulaires de l'arrière-train, identiquement réalisée dans les trois espèces du groupe; 3° ni cet habitat particulier, ni les détails cuticulaires qui y sont connexes ne se rencontrent dans les autres groupes parasitiques; 4° dans des cas un peu favorables, si l'on explore attentivement la cuticule tégumentaire d'une chenille où la dissection a révélé la présence d'une ou plusieurs larves de *Compsilura*, on y trouve ordinairement des taches cicatricielles brunes, paraissant correspondre à la piqûre du perforateur (cuticule d'*Acronycta aceris* traitée par la potasse et préparée en entier). Il semble donc, non seulement que la mouche inocule le parasite, mais encore qu'elle l'établit directement dans une station de choix.

L'appareil d'introduction.

Il importe, pour apprécier le degré de vraisemblance des manœuvres qui viennent d'être supposées, d'examiner d'un peu près la conformation des parties qui y interviennent.

Dans une préparation *in toto*, FIG. **44**, on sépare bien ces diverses parties, mais leur signification individuelle ne s'imposerait pas sans l'étude des coupes.

Une coupe transversale au niveau *AB*, un peu en arrière des lobes ovalaires, FIG. **45**, montre d'abord que la pièce *p* n'a rien à voir avec l'oviducte; c'est un crochet creusé en gouttière sur sa face dorsale, dont la forme et la situation par rapport aux parties molles appellent invinciblement un rapprochement avec une sonde cannelée, et permettent d'y voir un instrument auxiliaire destiné à faciliter leur introduction dans des corps résistants. Ces parties molles forment un ensemble à contour accidenté, limité par le tégument et laissant reconnaître à l'intérieur la coupe du conduit génital en dessous et celle du rectum en dessus.

Une coupe pratiquée plus distalement, en arrière des bourrelets ciliés qui dissimulent l'anus, FIG. **46**, ne montre plus dans la pièce *i* que la lumière du conduit inférieur et la caractérise comme la partie distale de l'oviducte.

La coupe sagittale de cette pièce, FIG. 47, justifie son assimilation à une aiguille creuse. L'organe est relativement gros à sa base, au voisinage de l'anus, mais s'atténue ensuite à partir d'un certain niveau, et plus rapidement du côté dorsal que du côté ventral, si bien que de profil il paraît obliquement tronqué. Son bord inférieur est régulièrement courbe et concentrique au perforateur dans la gouttière duquel tout l'organe est à peu près dissimulé, au repos. La partie distale est entièrement chitineuse, tandis que la partie proximale montre une couche invaginée de cellules chitinogènes, passant extérieurement à l'épithélium vaginal. La lumière axiale qui parcourt tout l'organe finit par s'ouvrir en dessous, au lieu d'être exactement terminale : nouveau détail justifiant le rapprochement avec une aiguille à injection. Tout l'ensemble peut se définir comme l'extrémité du conduit génital dont les lèvres s'avanceraient dorsalement plus que ventralement et se prolongeraient en un tube de chitine.

La surface inférieure de l'inoculateur n'est pas unie, dans sa région distale, mais hérissée de denticules d'une grande élégance, visibles surtout sur des préparations montrant l'organe de face. Sur ces mêmes préparations on peut se rendre compte que l'orifice a la forme d'une sorte de boutonnière à bords un peu irréguliers et que le bord supérieur du tube chitineux se prolonge légèrement en une lame arrondie.

Remarques bibliographiques et critiques.

La plupart des renseignements bibliographiques relatifs à ce groupe concernent *Compsilura concinnata.*

La conformation si caractéristique de l'acroabdomen, chez cette espèce particulièrement commune, ne pouvait manquer de frapper l'attention des Diptéristes. Ils l'ont de bonne heure mise à profit pour la systématique et se sont efforcés aussi de l'interpréter physiologiquement. Les opinions produites autour de ce dernier point, qui seul nous intéresse ici, sont très divergentes.

Pour ROBINEAU-DESVOIDY les *Phorocera* (*Compsilura* de la nomenclature actuelle) pondraient simplement sur les chenilles et, par suite, le crochet corné ne saurait avoir dans les manœuvres de l'installation parasitaire aucune fonction quelque peu importante; la ponte est décrite chez cet auteur avec une véritable apparence de précision :

» Elles (les femelles de *Phorocera*) savent voltiger entre les feuilles

pour reconnaître leurs victimes. Elles savent encore les attendre au passage sur les troncs et les grands rameaux. On les voit alors déposer sur elles avec promptitude leurs œufs cylindriques un peu courbés en arc et blanchâtres « [Cité d'après GIARD (94)].

Impossible de conclure plus péremptoirement contre les idées exposées dans les deux paragraphes qui précèdent. Seulement l'assertion de ROBINEAU-DESVOIDY se détruit elle-même lorsqu'il parle d'œufs blanchâtres. Les mouches dont il s'agit sont au moins ovi-larvipares et, admettrait-on qu'elles pondent leurs œufs sur la chenille, ces œufs à terme disparaîtraient comme tels, vu la finesse de la coquille, pour ne laisser voir sous la loupe qu'un ver annelé et spinulé. Il est vraisemblable que l'observateur a transporté aux *Phorocera* une observation faite sur d'autres espèces.

LACAZE-DUTHIERS (53) et GIRARD (85) après lui ont dénié aux diptères en général et aux Tachinaires spécialement tout organe comparable à un oviscapte en forme de tarière.

KIRSCHNER, au contraire, considère les *Tachina concinna* et *inflexa* comme ayant un oviscapte perforant qui leur permet d'introduire leurs œufs dans le corps adipeux de leur victime [Lotos, XI, p. 87, 1861], et bien que des difficultés de nomenclature ne permettent pas de savoir exactement de quelles espèces il a voulu parler, il est bien probable que la première n'est autre que *Compsilura concinnata*.

SCHINER (cité par GIARD, 94) admet aussi à propos de cette espèce l'idée d'un oviscapte, mais qui serait constitué proprement par la forte épine recourbée, c'est-à-dire par une pièce n'appartenant pas en réalité au conduit génital.

HEIM, le premier, paraît être arrivé par degrés à l'interprétation que nous croyons conforme à la réalité. Après avoir admis en général (93) que certaines femelles de diptères possèdent une tarière perforante, il appuya son opinion sur une étude exacte, bien que purement morphologique, du *Phorocera* (94). Il reconnut d'ailleurs que l'instrument capable de perforer est autre que l'oviducte mou situé à sa base, mais soutint en tout cas la perforation et la ponte dans le corps de l'hôte :

» Peu importe que l'on appelle tarière cet appareil perforant, ou qu'on lui impose un autre nom, cela n'est qu'affaire de mots. Le fait reste établi, l'œuf est très certainement — il eût suffi de dire vraisemblablement — pondu à l'intérieur du corps de la larve parasitée « (op. cit., p. 33).

Ces vues éprouvèrent de la part de GIARD (93, 94) une vive opposition. Le savant biologiste répugnait à admettre un rôle d'instrument perforant et ne voyait dans la grosse épine cannelée qu'un organe de contention : » c'est une pince avec laquelle *Doria (Compsilura) concinnata* saisit la peau de sa victime et l'immobilise momentanément pendant la ponte « (94, p. CIV). Cette idée de contention est probablement juste pourvu qu'elle ne soit pas exclusive, mais elle est catégoriquement affirmée d'après la seule conformation de l'organe et cela surprend quelque peu, au cours d'une discussion très serrée où l'auteur reproche précisément à son contradicteur de conclure au rôle physiologique d'après les seules données anatomiques. Il est à croire que si GIARD avait pu tenir compte de tout l'ensemble de circonstances qui plaident aujourd'hui pour l'introduction directe du parasite; s'il avait pu constater que ces circonstances coïncident avec l'absence des vrais caractères de l'oviparité et que les assertions de ROBINEAU-DESVOIDY sont, plus que probablement, dépourvues de valeur, l'épine cannelée de *Compsilura* aurait bien pris à ses yeux la valeur d'un instrument de contention et de perforation à la fois.

Plus récemment WESCHÉ (06) est revenu, dans un travail comparatif, sur l'armure femelle de *Phorocera serriventris* RND. (*Compsilura concinnata* MEIG.). C'est pour lui une forme aberrante d'ovipositeur, dans lequel les *valvulæ superiores* (LOWNE) sont fusionnées en un crochet unique fortement chitinisé et recourbé sous l'abdomen. Pour cet auteur, donc, le *perforateur* ne serait pas un ventrite, à l'encontre de ce qu'indique la plus simple dissection, mais un dérivé des *valvulæ superiores* ou » dorsal plate « de LOWNE, qui est le dorsite du segment anal. Cette idée vient sûrement de ce que WESCHÉ n'a point reconnu le véritable ovipositeur.

TOWNSEND (08) par contre a très exactement distingué, chez *Dexodes* et *Compsilura*, l'instrument destiné à perforer la peau de l'hôte de l'oviscapte mou qui introduit les larves. Sa manière de concevoir le processus de parasitation est tout à fait celle que nous avons exposée, et si les citations précédentes ne permettent pas d'accepter qu'il y ait là une chose » never suspected in the Tachinidæ « (op. cit., p. 102), il faut du moins reconnaître que des conclusions si justes, bien que basées exclusivement sur l'examen extérieur, confirment heureusement les données anatomiques et expérimentales que nous avons apportées.

Groupe VIII. Espèce introduisant dans le corps de l'hôte, au moyen d'instruments de perforation et d'inoculation réunis, des larves écloses ou sur le point d'éclore.

Espèce jusqu'ici unique.	Indication générale de ses hôtes.
Cercomyia curvicauda FALL.	Coléoptères carabiques *(Harpalus)*.

Cette espèce, insuffisamment étudiée faute de matériel, se présente comme le type d'un groupe parasitique très voisin, mais pourtant distinct du précédent.

Elle possède un appareil d'incubation interne identique, à l'état de gravidité, à celui de *Vibrissina demissa*. Les œufs, d'ailleurs très semblables à ceux de cette espèce, s'y accumulent aussi en une rangée unique et la jeune larve possède les accidents péristigmatiques dont il sera question dans un chapitre suivant, au sujet de *Compsilura*, et qui semblent indiquer un même mode de fixation à l'intérieur de l'hôte.

L'acroabdomen de la femelle est conformé en un appareil complexe, servant suivant toute vraisemblance à la fois à la contention du coléoptère — peut-être à la séparation des anneaux de l'abdomen, ou à l'écartement des élytres? — et à l'introduction de la larve. Au-dessus d'une forte pièce chitineuse ventrale un peu déjetée vers le bas et arrondie au bout, on trouve un ovipositeur relativement grêle dans son ensemble, mais muni de deux épines latérales qui lui permettraient de s'ouvrir un passage à travers une partie plus mince du tégument de l'hôte et de déposer la larve à son poste d'élection. Les instruments de perforation et celui d'inoculation, tout à fait distincts dans le groupe précédent, paraissent ici réunis et la contention, qui dans les espèces du type de *Compsilura* est exercée par le perforateur, serait dévolue chez *Cercomyia* au gros processus chitineux sous-génital.

Groupe IX. Espèces dépourvues d'appareil incubateur interne, pourvues de pièces acroabdominales cornées de forme variable et paraissant introduire dans l'hôte des œufs non développés.

Énumération des espèces.	Indication générale des hôtes.
SOUS-GROUPE A.	
Allophora hemiptera F.	Coléoptères adultes ? (1)
Hyalomyia Bonapartea RND (= *aurigera* EGG.)	?
» *obesa* F.	?
Xysta holosericea F. (♀ = *cilipes* MEIG.)	?

(1) *Allophora dispar* DUF. parasite *Brachyderes lusitanicus* F. [BRAUER et BERGENSTAMM (94), d'après DUFOUR].

SOUS-GROUPE B.

Conopidæ, entre autres : *Apidæ* et *Vespidæ* adultes, principalement.

Conops flavipes L.
Myopa testacea L.
Physocephala vittata F.
» *chrysorrhoea* MEIG.
Sicus ferrugineus L.

SOUS-GROUPE C.

? *Ocyptera brassicaria* F. Hémiptères (1).

Reconnaissons tout de suite que ce groupe manque d'homogénéité. Cependant au lieu de le scinder tout de suite, il semble préférable de le maintenir temporairement, en ne faisant entrer dans sa définition que des traits parasitiques plus généraux.

Peuvent être considérés comme tels :

1° Une fécondité médiocre des espèces, faisant prévoir, du côté de la mouche, des soins destinés à garantir individuellement la conservation des germes (ponte dans le corps de l'hôte). Les ovaires sont paucifolliculaires (2) et les ovarioles n'ont pas un grand nombre de chambres.

2° L'absence d'utérus incubateur, excluant, du moins comme règle, la larviparité.

3° Tout un ensemble de caractères de l'œuf, excluant son collage sur le corps de l'hôte : coquille mince et flexible, section transversale circulaire, extrémité postérieure souvent atténuée, FIG. 14*t* et FIG. 51 (3), ou même nettement pointue. On échappe difficilement à l'idée qu'il s'agit d'un corps destiné à être introduit de vive force comme un coin, et *poussé* à travers une petite déchirure, plutôt que *porté en place* comme dans le cas de *Compsilura*.

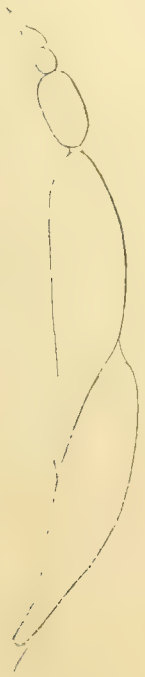


FIG. 14*t*. Ovariole de *Xysta holosericea*, en pleine période de ponte. Gr. : 45.

4° Une différenciation apicale de l'abdomen de la femelle laissant toujours reconnaître, au milieu d'une

(1) NIELSEN (09) signale son parasitisme chez *Dolycoris baccarum* F.

(2) Nos observations sur ce point, relatives surtout à *Hyalomyia obesa* et *Bonapartea*, à *Xysta cilipes*, concordent avec celles de LABOULBÈNE (84) sur *Hyal. aurigera* (= *Bonapartea*), de DUFOUR (51) et de MEIJERE (04*a*) sur les *Conopidæ*.

(3) Voir pour l'œuf des *Conopidæ* les figures de MEIJERE (04*a*).

grande variété de parties plus ou moins bizarres et difficiles à interpréter individuellement, des pièces propres à saisir le corps de l'hôte et à en perforer la peau. Une telle conformation, mise en regard des caractères de l'œuf, fait supposer que la mouche pond directement dans le corps de l'hôte.

Ce n'est là pourtant qu'une forte présomption, à moins qu'on ne veuille prendre dans toute sa rigueur une observation de Dufour à rappeler ci-après, au sujet des *Conopidæ*.

Il y aurait peu d'avantages à décrire en détail les pièces apicales; leur diversité est telle qu'il faudrait s'engager dans le domaine de la spécigraphie. Il suffit de noter qu'elles forment un ensemble généralement robuste, quelquefois très développé, proportionnellement au reste de l'abdomen, et d'une complexité surprenante *(Xysta)*. Une forte musculature correspond intérieurement aux diverses pièces et rend très difficile la dissection de l'utérus postérieur.

Ces remarques s'appliquent surtout aux sous-groupes *A* et *C* dont les espèces, pour autant qu'on peut le déduire des trop rares renseignements que l'on possède, parasitent des insectes adultes, à carapace très résistante. C'est dans la nécessité de forcer cette armure, probablement en des points de moindre résistance, mais dont l'accès n'est possible qu'à la condition d'écarter et de contenir certaines parties, qu'il faut chercher la raison d'être de la robustesse et de la complication de l'apex de l'abdomen chez lez *Phaniinæ*.

On ne trouve point le même luxe de pointes chitineuses chez les *Conopidæ*. Seulement les segments VIII et IX, qui portent respectivement l'anus et l'orifice génital, y forment en général un ensemble mobile sur le reste de l'abdomen, plus ou moins corné, terminé par des parties plus dures et plus accidentées. Cet ensemble est dirigé d'arrière en avant et paraît éminemment propre à s'insinuer entre les segments abdominaux d'un mellifère et à pratiquer dans la membrane fine de l'intersegment une déchirure permettant l'introduction de l'œuf [1].

Ici vient l'observation de Dufour (37), tendant à montrer la réalisation objective de cette hypothèse :

» J'ai moi-même souvent été témoin de l'ardeur avec laquelle ce *Conops*

[1] Il conviendrait d'examiner si l'« organe impair » des *Conopidæ*, étudié monographiquement par Streiff (06) et par lui interprété comme un organe copulateur auxiliaire, n'interviendrait pas aussi dans la contention de l'hôte, au moment de la ponte.

(*C. rufipes*) poursuit les *Bombus*, pour insérer ses œufs dans ses (*sic*) entrailles, et je possède, dans ma collection, un *B. terrestris*, à la région anale duquel pend un *Conops rufipes* dont le bout renflé de l'abdomen est resté engagé dans la cavité du ventre de l'Hyménoptère. Je dois cet objet intéressant à l'amitié de M. Boisgiraud.... » (loc. cit., p. 15).

Sur la foi de ce témoignage, qui ne faisait d'ailleurs que confirmer les vues déjà exprimées, au moins équivalemment, par Robineau-Desvoidy, l'idée s'est accréditée que les Conopides introduisent leur œuf dans le corps de l'hôte (Girard, 85). Pourtant De Meijere (04 *a*), dans une étude très documentée sur la biologie et les affinités du groupe, adopte une attitude plus réservée et conclut simplement que nous n'avons pas encore de données sûres au sujet de cette question.

Nous ne saurions aspirer à être meilleur critique ni meilleur juge en la matière. Il convient pourtant de noter que les résultats mis hors de doute par notre étude comparative changent quelque peu l'état de la question sur le point particulier dont il s'agit ici. Puisque, d'une part, les Conopides sont des mouches ovipares — les données mêmes de De Meijere l'établissent, — puisque d'autre part leurs œufs présentent d'autres caractères que ceux qui sont destinés à séjourner libres, en dehors des organes maternels, il faut bien reconnaître au processus d'infection supposé par Dufour une probabilité voisine de la certitude.

Les données de la littérature relatives aux espèces que nous rangeons à côté des *Conopidæ* sont encore moins précises.

Dufour (27) ayant avancé que la femelle des *Ocyptera* « insinue son œuf ou sa larve dans le stigmate imperceptible de l'Hémiptère cuirassé de toutes parts [1] », Künckel (79) critique justement cette vue, mais, dans une phrase trop générale, il attribue lui-même à tous les diptères cimécophages, donc aussi aux *Ocyptera*, l'habitude de déposer un œuf sur un des tergites abdominaux de l'hôte [2], c'est-à-dire le mode de parasitation par-

[1] On a déjà vu que cette idée aprioristique de l'infection par les stigmates, si souvent reprise depuis Dufour, n'a jamais été justifiée par l'observation.

[2] « Les Diptères cimécophages n'insinuent ni œuf ni larve dans les stigmates, ils se contentent de déposer un seul œuf sur un des tergites abdominaux; la jeune larve, aussitôt après son éclosion, perce un trou imperceptible dans la partie membraneuse qui relie les anneaux entre eux et pénètre au milieu des viscères de son hôte » (op. cit., p. 354).

Même appliquée au seul *Gymnosoma rotundatum* qui lui a donné occasion, la phrase de Künckel doit subir quelques restrictions : 1° *Gymnosoma rotundatum*, comme en général les espèces du groupe I, pond des œufs en nombre variable sur une partie quelconque du corps de l'hôte; 2° la jeune larve s'introduit même par une partie très épaisse du tégument, fig. 8.

ticulier au groupe I. En réalité, nous ignorons encore les vraies habitudes de ces insectes.

Il faut tenir compte enfin, à propos de ce groupe, d'une note publiée par Coquillet (07) sur quelques *Phoridæ* dont les femelles possèdent un ovipositeur corné. Celle de *Pseudacteon crawfordii* n. sp. semble déposer un œuf dans la tête d'une fourmi *(Solenopsis geminata)*; comme elle n'a été rencontrée au Texas qu'en compagnie de cette fourmi, il est vraisemblable que sa larve vit dans la tête de cet hyménoptère, comme *Apocephalus pergandi* de la même famille, dans celle d'une fourmi de l'Amérique du Sud.

Groupe X. Espèce déposant sur l'hôte un œuf pédonculé, où l'embryon est déjà très avancé.

Espèce jusqu'ici unique.	Indication générale de ses hôtes.
Carcelia Cheloniæ Rnd.	Série nombreuse de chenilles et de fausses-[chenilles.

L'espèce ici isolée définit un type tout nouveau, un mode de parasitation qu'on ne voit pas apparaître sans surprise, comme une sorte de variante de luxe, alors que les hôtes à envahir sont des chenilles de caractères très communs, exploitées suivant d'autres procédés par de nombreux Tachinaires voisins de celui-ci.

Appareil femelle, fig. 15*t*, 16*t*.

La fécondité est modérée. Chaque ovaire comprend 30-40 ovarioles à 7-8 chambres, dont la moitié, tout au moins, appelée à donner un œuf définitivement viable.

A l'éclosion de la mouche, les chambres sont de grandeur régulièrement croissante de haut en bas, arrondies d'abord, puis oblongues, et toutes contiennent encore les cellules nourricières. Deux jours après, celles-ci sont résorbées dans la dernière chambre de plusieurs ovarioles où l'ovocyte a acquis sa forme et ses dimensions définitives. Après quinze jours, les ovarioles ont la moitié environ de leurs chambres dans ces conditions, fig. 15*t*, et plusieurs œufs peuvent être descendus, même en captivité et en l'absence de fécondation. Les ovaires forment alors une masse volumineuse située ventralement et très en arrière, à surface inférieure convexe et moulée sur

la paroi du corps, à surface supérieure déprimée et excavée par l'utérus postérieur et la poche rectale.

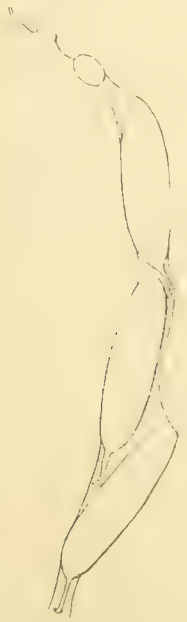


Fig. 15*t*. Ovariole de *Carcelia Cheloniæ*, avec 3 œufs prêts à descendre. — Gr. : 45.

Fig. 16*t*. Appareil femelle de la même espèce, d'après une préparation étalée; deux spermathèques visibles entre l'utérus antérieur et l'une des glandes accessoires. — Gr. : 8. — *psg*, plaque sous-génitale.

Il existe trois spermathèques de forme presque globuleuse, à pédoncules minces, couchés, *in situ*, sur la face ventrale de l'utérus postérieur.

Les glandes accessoires, en forme de cœcums simples assez longs, sont faiblement attachées à la base de l'ovaire par leur extrémité aveugle.

L'utérus postérieur — nous ne l'avons pas observé chez des femelles en pleine gestation — est un tube simple, modérément allongé, mais assez large. Dépourvu de la trachéisation luxuriante qui caractérise les appareils d'incubation interne complète, il semble néanmoins qu'il retienne les œufs en assez grand nombre, après leur descente, et jusqu'à une époque très avancée de leur développement. Nous en y avons observé une douzaine chez une femelle pourtant non fécondée; ils étaient disposés transversalement et en ordre. L'organe se présente en somme, par sa conformation et sa manière d'être vis-à-vis des œufs, comme un intermédiaire entre le simple conduit de passage et l'appareil d'incubation proprement dit. Cela n'exclut pas que dans des circonstances particulières, telles que l'absence prolongée des conditions favorables à la ponte, ou la mort de la mouche, on ne puisse observer la larviparité accidentelle; un cas de ce genre a été signalé et justement interprété par Townsend (08), à qui on doit la première connaissance de l'œuf et des habitudes éthologiques de l'espèce.

La plaque sous-génitale, *psg*, fig. 16*t*, n'est pas de forme commune; elle est assez saillante, obtuse-arrondie et offre une carène ventrale assez prononcée, indiquant peut-être une intervention fonctionnelle dans les manœuvres préparatoires de la ponte (disposition de la place?), ou dans la collocation même de l'œuf.

L'Œuf, FIG. 52.

C'est un ellipsoïde allongé, quatre fois aussi long que large, assez régulier, dont les axes mesurent approximativement 565 et 140 μ. Le pôle postérieur se prolonge en un pédoncule filiforme long de 85 μ, sensiblement oblique par rapport au grand axe et terminé par un petit épatement déjeté d'un côté [1]. La section transversale est circulaire.

La coquille, modérément mais uniformément épaisse, est assez consistante pour conserver sa forme à l'air, malgré la dessiccation du contenu. Elle offre partout une sculpture fortement accusée, consistant dans un fond pointillé uniforme, découpé par un polygonage à grandes mailles hexagonales allongées; les points correspondent en réalité à des pertuis susceptibles d'être envahis par l'air et constituant par suite un appareil respiratoire.

Le micropyle est terminal, surmonté d'un conducteur en piton obtus, de largeur médiocre. La région micropylaire du chorion s'épaissit vers l'intérieur et descend sur l'ovoplasme sous forme de dôme renversé.

Le pédoncule constitue un trait d'organisation très singulier, unique jusqu'ici, semble-t-il, chez les muscides calyptérées. C'est une simple excroissance du chorion en forme de tige pleine, laissant reconnaître dans sa région proximale un vestige des structures de la coquille, qui y viennent mourir graduellement, homogène dans sa partie distale. Tout l'appendice est d'une formation assez tardive : rien ne le fait soupçonner jusqu'au moment où, les cellules nourricières étant en voie de résorption rapide, le chorion s'organise. Les cellules folliculaires s'allongent alors autour de l'extrémité postérieure de l'œuf et il se constitue un diverticule successivement plus élevé dont les parois élaborent l'appendice sous la forme d'une tige axiale pleine, en continuité avec le chorion. Finalement ces cellules hautes dégénèrent et sont résorbées de la même manière que les folliculaires banales, bien qu'elles ne soient pas en relation aussi immédiate avec l'ovoplasme.

Ponte et prise de possession de l'hôte.

Les observations de TOWNSEND nous ont appris que l'œuf est déposé » freely «, à un stade avancé du développement embryonnaire, sur de très jeunes chenilles, et que la jeune larve, aussitôt éclose, s'introduit par perforation de la peau.

---

[1] Dans un ovariole âgé, les œufs développés empiètent les uns sur les autres et les appendices se montrent en disposition alterne, FIG. 15 *t*.

Il serait intéressant de préciser les conditions de ce dépôt libre, et de définir en particulier le rôle du pédoncule. Le bouton terminal de cet appendice n'a pas la même consistance que la tige; il reste mou et collant, si bien que lorsque l'œuf est abandonné quelque temps dans une eau chargée de particules solides, celles-ci vont aisément s'y fixer. Tout l'appendice rappelle de très près la pièce par laquelle l'œuf des *Œstridæ* est attaché à un poil de l'hôte [1], et d'autre part le contour du chorion lui-même n'est pas adhésif. Il paraîtrait assez naturel [2] que l'œuf fut collé sur l'hôte par l'extrémité de son pédoncule, d'après cet ensemble de circonstances.

Espèces incertæ sedis.

Ceromasia florum Rnd.
Exorista Westermanni Zett.
Microphthalma europaea Egg.
Morinia melanoptura Fall.
Nemoraea pellucida Meig.
Psalida analis Meig.
Siphona cristata F.
Sturmia atropivora R.D.

Les espèces réunies pêle-mêle dans cette liste provisoire ne peuvent être, pour le moment, mieux distribuées, leur appareil reproducteur n'ayant été examiné qu'à un stade jeune, ou dans des conditions de conservation insuffisantes. Beaucoup appartiennent très sûrement à quelqu'un des groupes établis, notamment au VIe, leur classification n'étant plus qu'une affaire de vérification. Quelques-unes présentent des particularités embarrassantes, qui obligent d'attendre un complément de données, avant de définir même approximativement leur type parasitique. Nous nous bornerons à consigner, à propos de celles qui nous sont un peu mieux connues, quelques remarques très sommaires.

(1) Voir p. ex. dans le *Text-Book* de Packard (98, p. 518) l'œuf d'*Hypoderma lineata*, dessiné d'après Riley.

On connait chez un grand nombre d'insectes d'autres ordres des œufs pédonculés, mais l'appendice n'y a pas toujours la même signification : tandis que chez les *Chrysopa* (Névropt.) p. ex., c'est un support soyeux en réalité étranger à l'œuf, chez les *Cynipides* (Hyménopt.), c'est une partie de l'œuf atténuée mais creuse, dans laquelle l'ovoplasme peut se prolonger, comme Bugnion (06), d'accord avec d'autres observateurs, l'a fait observer récemment.

(2) D'après un renseignement ultérieur obligeamment communiqué par M. Townsend, l'œuf de *Carcelia* est bien en effet collé par son pédoncule sur la peau de la chenille.

Ceromasia florum. Environ 40 ovarioles multiloculaires dans chaque ovaire; trois spermathèques; glandes accessoires en longs cœcums, rattachées par leur bout à la base de l'ovaire. Utérus postérieur non gravide court, abondamment trachéisé. Conformation apicale de l'abdomen assez spéciale : le pénultième segment très allongé, formé d'un ventrite qui se termine en pointe mousse et d'un dorsite qui finit par se diviser en deux lobes se faisant vis-à-vis; ces pièces dissimulent et protègent une plaque sous-génitale pointue, chitinisée et les valvules anales; la plaque sous-génitale est poilue et ne semble pas conformée en véritable organe de perforation.

L'œuf, tel qu'on le rencontre dans les ovarioles, quand il y a atteint tout son développement, est médiocrement allongé, un peu moins de trois fois aussi long que large (300 × 110 μ), sensiblement bombé dorsalement, à chorion mince du côté ventral, assez épais et fortement sculpté (polygonage ordinaire) du côté dorsal.

L'espèce, en réalité, ne paraît pas très éloignée de *Blepharidea vulgaris* (Gr. VI) et il est possible que la mouche colle aussi ses œufs, déjà parvenus dans l'utérus à un stade avancé du développement embryonnaire, sur le tégument de l'hôte. Celui-ci est une chenille hérissée de poils et d'excroissances cutanées spinescentes (*Melitæa aurinia* Rott.), qui est envahie de très bonne heure. Il se peut que l'armature semi-cornée de la mouche soit destinée à préparer la place de l'œuf, en écartant ces piquants (?).

Exorista Westermanni. Ovarioles nombreux (55 dans un ovaire) comprenant de très nombreuses chambres ovulaires, dont la grosseur croît régulièrement; trois spermathèques. Glandes accessoires de grandeur médiocre, libres. Utérus non gravide court, encombré de trachées du côté ventral. Œuf probablement microtype (conclu des dimensions fort réduites qu'il présente quand déjà l'élaboration du chorion est très avancée). L'espèce serait à placer dans le groupe II, à côté de *Frontina*.

Microphthalma europæa. Utérus postérieur gravide en organe incubateur d'un type assez spécial. C'est un boudin extrêmement long, convoluté en anses irrégulières, où les œufs, du type allongé, sont ensachés sans ordre.

Psalida analis. A rattacher au groupe IX, div. *A*. La mouche porte à l'extrémité de l'abdomen une pince chitineuse horizontale mandibuliforme, qui ne peut guère avoir que la signification d'un appareil de contention. Il

existe en plus une pièce impaire (mal vue) qui pourrait avoir le rôle de perforateur. L'œuf est très allongé, courbe, à chorion mince.

Siphona cristata. Mouche des plus petites que nous ayons disséquées.

Ovaires comprenant 8-10 ovarioles pauciloculaires (4-5 chambres en plus de la terminale). Le développement n'est pas synchrone pour toutes les chambres correspondantes : dès l'éclosion, l'ovocyte le plus ancien a déjà sa grandeur presque définitive dans 2-3 ovarioles, seulement sa demi-grandeur, ou moins encore, dans les autres.

Fig. 17*t*. Appareil femelle de *Siphona cristata*, avant la descente des œufs, d'après une préparation étalée. — Gr. : 8.

Il n'existe que deux spermathèques (seul cas jusqu'ici trouvé, si on met à part les *Conopidæ* où les capsules, d'ailleurs, sont géminées), portées par un pédoncule long et grêle, genouillé, s'élargissant du côté de l'utérus.

Glandes accessoires en sac ovale, à pédoncule long et filiforme.

Utérus postérieur très court à l'état de non-gravidité.

Œuf de dimensions considérables, relativement à la taille de la mouche, mesurant 612 × 238 μ; ovale-allongé, plus convexe d'un côté, obtusément arrondi aux deux bouts, sans face d'assiette, à section transversale ronde et à coquille extrêmement fine partout (se plissant de la même manière sur tout le pourtour, dans les traitements nécessités par l'enrobage).

Les petites larves, quelles que soient les circonstances de la ponte, qui n'a pas été observée, s'introduisent en perforant la peau de l'hôte, une chenille de noctuelle (une seule chenille en a fourni 26). La peau étant digérée par le potasse et soumise à un examen attentif, on retrouve un nombre de cicatrices à peu près égal à celui des parasites, tandis que les stigmates, où l'on pourrait être tenté de voir la porte d'entrée, sont intacts et garnis de détails chitineux plus difficiles à attaquer que la cuticule.

Tout semble indiquer une espèce du groupe VI, très semblable à *Cyrtophlebia ruricola*, mais moins prolifique, confiant à une seule chenille une très grande partie de sa portée.

Il n'est pas inutile de rappeler ici quelques observations de Dufour (51), pour qui le genre *Siphona* en bloc est vivipare. C'est *S. cinerea* Meig. qu'il a disséqué; il y signale un *réservoir ovo-larvigère* (utérus incubateur) qu'il a trouvé « farci de larves », 2 *orbicelles* (spermathèques) sphéroïdes, et 2 *réservoirs séminaux* (glandes accessoires) ovoïdes; autant de circonstances

qui montrent, entre les deux espèces, une grande ressemblance anatomique et appuient indirectement le classement de *S. cristata* dans le groupe VI.

Sturmia atropivora. Utérus non gravide court. Œuf allongé, à coque sensiblement plus épaisse et à sculpture plus forte du côté dorsal; dans l'eau, où le contenu se plasmolyse, il se forme un pli longitudinal sur la face ventrale et le reste de la coque prend un aspect de navette.

Tout insuffisants qu'ils sont pour permettre un classement définitif, ces caractères excluent avec une rigueur suffisante un certain nombre de groupes et font pencher pour le VI^c^. Les œufs seraient pondus sur le point d'éclore et légèrement collés sur la peau d'*Acherontia atropos.* On s'explique bien, dans cette hypothèse, que la mouche ayant devant soi une chenille de très forte taille soit poussée par son instinct à lui confier un nombre d'œufs d'ordinaire remarquablement élevé : les exemplaires qui ont servi à nos observations sont sortis au nombre de 44 d'une seule chenille et c'est probablement à cette même espèce que se rapportent les 80 Tachinides obtenus aussi d'un seul *Acherontia* par Audinet-Serville (Macquart, 35, II, p. 70).

Chapitre II.

Vie parasitique à l'intérieur de l'hôte.

Les procédés mis en œuvre pour l'exploitation de l'hôte ne comportent pas moins de diversité que ceux de l'invasion. Et d'ailleurs il ne faut pas s'attendre à trouver entre les uns et les autres une correspondance nécessaire, si bien qu'à vouloir montrer par ordre comment se comportent les larves des divers groupes, on serait condamné à des répétitions et exposé à des généralisations ou à des restrictions inexactes. Il paraît préférable de signaler les manières d'être observées et d'indiquer, à titre d'exemples, les principales espèces qui les présentent.

A. Vie libre permanente parmi les viscères de l'hôte.

Les renseignements acquis sur la vie parasitique des larves des *Sarcophaginæ* sont encore très incomplets et manquent de précision sur plus d'un

point. Il semble toutefois que ces larves, différentes en cela de celles de la plupart des autres diptères entomobies, vivent librement au milieu des viscères de leur hôte, sans contracter avec eux de rapports spéciaux. Jamais on n'a parlé, à leur sujet, de poche ou gaîne inflammatoire, et si une formation de cette nature avait existé chez les nombreux orthoptères infestés qu'ils ont disséqués, des observateurs aussi avisés que Künckel (94) et Lahille (07) n'auraient sans doute pas manqué de la mentionner.

Personnellement nous avons rencontré quelques cas d'Acridiens d'apparence très normale (*Pachytylus cinerascens*, *Platyphyma Giornæ*), qui, ouverts dans l'eau salée, ont laissé sortir une larve de diptère presque à terme, sans qu'il fut possible de reconnaître à une particularité quelconque la place qu'elle venait de quitter. Ces larves sont demeurées indéterminées, par suite de leur petit nombre et de l'impossibilité d'avoir l'adulte, mais tout porte à croire qu'elles appartiennent bien à des *Sarcophaginæ*, ou à des *Miltogramminæ*.

Le parasitisme ici semble, au premier aspect, le résultat d'une adaptation très simple, en quelque sorte sommaire. Cette adaptation est en réalité assez stricte.

Pour son alimentation la larve utilise uniquement le sang et la graisse de son hôte, non seulement durant la première période de son existence, comme le très grand nombre des muscidés parasites, mais jusqu'à sa maturité. Elle est si éloignée du régime carnassier de ses congénères, mangeuses voraces de cadavres de toute sorte, qu'on ne peut lui faire accepter que dans des conditions très particulières même un intérieur d'insecte vivant (1).

Quant à la respiration, tout porte à croire qu'elle s'accomplit, comme l'admet Künckel, aux dépens de l'oxygène dissous dans l'hémolymphe. La particularité, ici, c'est que cette forme d'échanges gazeux, temporaire chez d'autres larves endoparasites où elle est limitée à leur période de croissance lente, persiste jusqu'à l'abandon de l'hôte. L'appareil trachéen est néanmoins fonctionnel et plein d'air. Les stigmates postérieurs sont même protégés, au rapport de Künckel, par une disposition spéciale des parties environnantes, qui leur permet de se replier sur eux à la manière de volets en forme de lèvres (2).

(1) Les expériences de Lahille à ce sujet ont été rappelées plus haut. Des essais dans le même sens tentés sur de robustes larves de *Sarcophaga* divers, extraites de la mère, nous ont conduit au même résultat.

(2) Brauer et Bergenstamm (94, p. 572) nient que les stigmates de ces larves présentent rien de particulier. Cette objection ne porte pas très juste; ce n'est pas le stigmate, mais sa protection extrinsèque qui est en cause.

B. Vie à l'état de suspension par les armatures chitineuses des stigmates postérieurs.

Cette autre forme de vie parasitique est propre, jusqu'ici, aux *Conopidæ*. Nous l'exposerons sommairement d'après l'excellente étude de v. Meijere (04*a*) sur cette famille et d'après nos propres recherches.

La larve du diptère se trouve très généralement, depuis le stade I jusqu'à une période très avancée du stade III, dans un des premiers segments abdominaux de l'hyménoptère, et baigne directement dans son hémolymphe. Elle n'est pourtant pas libre, mais accrochée, par des harpons ou des pièces chitineuses de forme variée, dépendant des stigmates postérieurs, à une forte trachée, ou, plus souvent, à une trachée vésiculeuse. L'adhérence est telle que si l'on retire le parasite pour le placer sur le porte-objet, on constate qu'un lambeau trachéen a été entraîné avec lui. Il semble néanmoins que cette adhérence soit purement mécanique et due à une sorte de pincement de la trachée, non au développement d'une formation inflammatoire.

Peut-être la lésion de la trachée n'est-elle pas suffisante pour déterminer une réaction de cette nature. Peut-être aussi l'inflammation, bien que réelle, est-elle si faible qu'elle se dérobe d'ordinaire à l'observation. On ne peut en être bien surpris quand on porte son attention sur la structure de la trachée vésiculeuse. Sa paroi est une pellicule réduite en quelque sorte à la couche cuticulaire; les cellules qui devraient réagir pour la formation d'une gaîne inflammatoire sont des éléments lamellaires de très large surface, mais d'épaisseur insaisissable.

Nous n'avons pas pu reconnaître avec une entière certitude si la vésicule trachéenne est déchirée, ou simplement pincée. Mais la finesse de sa paroi est telle que, même dans la seconde hypothèse, qui nous paraît répondre suffisamment aux faits, le système respiratoire du parasite ne serait séparé de celui de l'hôte que par une mince paroi; on peut dire par suite que ses échanges gazeux se font avec l'air extérieur.

Son régime est très principalement, si non exclusivement, hémolymphatique. D'une part, en effet, l'armure buccale est proportionnellement très grêle et en général peu chitinisée, beaucoup plus réduite en tout cas que chez les espèces où elle sert manifestement à piocher le corps adipeux; de l'autre, l'épithélium du médiintestin n'est nullement différencié en organe de réserve, comme chez les espèces adipophages.

C. Vie à l'état de fixation contre un soupirail primaire cutané.

Chez la plupart des larves de diptères entomobies, les échanges respiratoires se font directement avec l'air gazeux, soit avec l'air extérieur, à travers un *soupirail cutané* pratiqué dans la peau de l'hôte, contre lequel s'appliquent les stigmates postérieurs, soit avec l'air contenu dans le système trachéen de l'hôte, à travers un *soupirail trachéen*. Ce dernier est toujours une lésion postérieure en date à l'introduction du parasite dans la cavité générale et due à une action exercée de dedans en dehors : c'est un *soupirail secondaire*. Quant à l'orifice cutané, il peut bien devoir son origine à des circonstances analogues et constituer un soupirail secondaire, mais il arrive aussi que le trou de pénétration, dû à une action exercée de dehors en dedans, soit utilisé comme ouverture ventilatrice, et c'est alors un *soupirail primaire*.

Dans tous les cas, l'épithélium chitinogène réagissant à l'excitation qui résulte de la lésion et du contact continu du parasite, il se développe autour de celui-ci, à partir des lèvres du soupirail, une poche plus ou moins complète, plus ou moins compliquée aussi dans sa structure par l'adjonction de parties étrangères, qui le maintient en place. Cette gaîne de fixation présente toujours la même structure fondamentale, mais on y remarque néanmoins des particularités tenant au mode de formation du soupirail; il convient donc de distinguer les gaînes primaires et les gaînes secondaires, celles-ci pouvant être cutanées ou trachéennes, les premières étant nécessairement cutanées.

Vivent contre un soupirail primaire : 1° un certain nombre d'espèces du groupe I (*Ptychomyia selecta*, *Tricholyga major*, *Winthemyia 4-pustulata*), 2° toutes celles des groupes IV et V dont nous avons pu étudier les premiers états (*Echin. fera, Erig. consobrina*, *Pellet. prompta*, *Bigon. setipennis*).

L'utilisation du trou d'entrée en guise de soupirail tient probablement, de la part de la larve, à des exigences respiratoires particulièrement strictes. Moins bien adaptée que d'autres à l'emploi de l'oxygène dissous, elle ne se laisse pas tomber dans la cavité générale, mais maintient ses stigmates en rapport avec l'extérieur, se contentant, une fois franchies les couches dures de la cuticule, de pousser devant elle les parties molles : strates cuticulaires en formation et épithélium. Il est même à noter que chez plusieurs espèces

elle rampe superficiellement, entre l'épithélium et les strates cuticulaires anciennes, FIG. 83 (1).

A mesure que le parasite grandit, la gaîne constituée par cette soulevure se distend et prend l'aspect d'une formation pathologique d'épaisseur assez inégale suivant les régions, de structure souvent désordonnée, où l'on distingue néanmoins une couche cuticulaire interne, en contact immédiat avec le parasite, et une couche chitinogène externe. La partie cuticulaire est plus développée dans la région proximale, où elle prend le plus souvent, du moins lorsque l'hôte est une larve, un état de chitine cornée, et est visible par transparence sous la forme d'une cupule basale. La teinte brun noir, caractéristique des formations cuticulaires pathologiques, n'est d'ailleurs pas limitée à la cupule. De très bonne heure elle envahit les lèvres du soupirail et se diffuse autour de lui en une tache qui s'étend excentriquement, du côté qui correspond à l'orientation du parasite.

FIG. 18*t*. Larve II de *Pelleteria prompta* dans une gaîne primaire presque complète. Gr. appr. : 8.

c b, cupule basale ; — *l*, limite antérieure de la gaîne au-delà de laquelle apparaissent les premiers anneaux de la larve; — *o*, orifice d'entrée (soupirail Ire) dont les lèvres se continuaient avec le tégument de la chenille.

La forme de la gaîne se modifie progressivement. Dans un grand nombre de cas, le parasite ne s'enfonçant que relativement peu au-dessous de l'orifice d'entrée, la cupule basale, dont la partie évasée correspond à son arrière-train, prend la forme d'un tronc de cône, FIG. 18 *t*, ou d'un cornet. D'autres fois le parasite s'enfonce davantage et la cupule, peu chitinisée lorsque l'hôte est un insecte adulte, s'allonge derrière lui en un col cylindro-conique pouvant conserver quelque temps la largeur du trou d'entrée et demeurant plein d'air à la manière d'une trachée, FIG. 19 *t*, *s r*. C'est cette variante de la cupule basale qui répond proprement au *siphon respiratoire* de KÜNCKEL (79) (2).

(1) Ce processus est, pour le fond, celui qui a été attribué par BARTHÉLEMY (57) à une larve indéterminée de Tachinaire. Dans notre étude sur le *Thrixion* (98), nous avions cru pouvoir élever des doutes sur sa vraisemblance, sous prétexte que la larve devait tomber si elle perçait vite, et se dessécher sur place si elle allait trop lentement. Les faits que nous avons pu constater depuis se sont chargés de nous montrer la faiblesse de l'objection.

Le danger de dessiccation semble bien exister, mais il y est admirablement pourvu, pour les larves du groupe I par le soin qu'elles prennent de percer à côté de la coque et en ne l'abandonnant que progressivement, et pour celles du groupe IV par une adaptation particulière à la vie à l'air (accidents tégumentaires formant carapace).

(2) Le siphon décrit par KÜNCKEL au sujet du *Gymnos. rotundatum* appartient à une gaîne secondaire.

La direction générale se modifie aussi. Lorsque le parasite est entré perpendiculairement (*Winthemyia*), il ne tarde pas à s'infléchir pour se placer parallèlement à la peau. S'il est entré en rampant sous la cuticule, il s'enfonce bientôt en prenant une direction d'abord perpendiculaire, puis parallèle, le col contourné de la cupule retenant dans chaque cas la trace des diverses orientations qu'il a eues. Dans le cas de *Bigonichaeta setipennis*, notamment, ce col peut être courbé en U, ce qui implique un retournement complet de la larve.

Fig. 19*t*. Larve I de *Bigonichaeta setipennis* vue par transparence dans une gaîne primaire complète. Gr. appr. : 35.

l l, lobe adipeux de la forficule happé par le parasite et contribuant à former la gaîne; — *o*, orifice d'entrée percé dans un intersegment de la forficule et servant de soupirail Ire; — *s*, stigmates postérieurs du parasite; — *s r*, partie proximale de la gaîne se remplissant d'air à mesure que le parasite avance (*siphon respiratoire* de Künckel).

En tout cas, la forme de la cupule dépend, semble-t-il, à la fois de l'hôte et du parasite. Différente pour divers parasites d'un même hôte, elle présente aussi des différences au moins secondaires pour un même parasite hébergé par divers hôtes. Chez le *Macrothylacia rubi*, p. ex., la cupule formée autour de *Tricholyga major* montre une exubérance de développement et une irrégularité de formes que nous ne lui avons pas vue quand le même parasite vit chez d'autres chenilles, et qui lui donnent l'aspect d'un dépôt désordonné de chitine cassante, comme granuleuse.

La partie de la gaîne située en avant de la cupule demeure souple et extensible. Elle se moule exactement sur le corps du parasite dont, souvent, elle laisse voir par transparence les contours et les principaux détails chitineux. Elle est toujours de couleur pâle, blanchâtre ou jaune sale. Il n'est pas rare d'y remarquer, surtout lorsque le parasite est âgé, des parties irrégulièrement épaissies, ou faisant saillie sous forme de lobes loqueteux. Fréquemment aussi elle est compliquée par l'englobement de trachées, de muscles, de lobes adipeux entrés en dégénérescence à la suite d'une lésion directe ou du simple foulage (*Winthemyia*). Son état, à l'extrémité distale, est très variable même pour un même hôte et un même parasite. Elle paraît quelquefois fermée, principalement quand le parasite est jeune, mais d'autres fois elle laisse libres, en nombre plus ou moins considérable, les segments antérieurs du corps.

Les deux mues ordinaires de la larve parasite s'effectuent à l'intérieur de la gaîne primaire. Les dépouilles sont difficiles à retrouver lorsque la

cupule sombre est très développée. Chez *Ech. fera* la dépouille exuviée dans la première mue se rencontre, sous la forme d'une loque chiffonnée, reconnaissable à ses accidents chitineux, dans la région proximale; celle de la seconde se partage, au moins dans quelques cas, en une partie antérieure rejetée latéralement, à un niveau situé beaucoup plus distalement, et en une partie postérieure qui se ramasse en forme de cravate autour du segment stigmatifère de la larve, sans se coller à la gaîne. Chez *Bigonichæta*, les dépouilles ne se chiffonnent pas, mais demeurent à peu près en place, dans un état d'extrême distension, comme une doublure interne de la gaîne; la première, située dans le col de la gaîne, est si bien conservée que ses accidents chitineux s'y présentent à peu près comme chez la larve en place, FIG. 19*t*, avec cette différence pourtant que l'armature buccale y est renversée.

A côté des mues du parasite il convient de mentionner celles de la gaîne.

Lorsque l'hôte est une larve infestée de bonne heure, il n'est pas rare qu'elle fasse une, ou même plusieurs mues, tandis que le parasite pend intérieurement de sa peau. La gaîne, qui est au fond une invagination cutanée, subit le sort des invaginations de cette nature, telles que les trachées : la région proximale de sa partie cuticulaire est détachée et emportée par la dépouille générale. Il y a entre les deux cas cette différence que, tandis que la partie distale de l'armature trachéenne est résorbée sur place, très tôt après la mue, celle de la gaîne semble demeurer; en d'autres termes, la région proximale seule est soumise à la mue.

Le phénomène a pour conséquence immédiate un agrandissement très sensible du soupirail. D'imperceptible qu'il était, chez une chenille de *Brotolomia meticulosa* infestée par un jeune *Echinomyia fera*, il devient subitement très visible à l'œil nu et laisse voir sous la loupe tout l'arrière-train du parasite.

L'accident, quand il ne se complique pas, n'a rien que de favorable à celui-ci, puisqu'il tend, en élargissant la gaîne, à lui permettre de se rapprocher de la surface et de respirer plus librement; mais il comporte des irrégularités qui ne sauraient d'ailleurs surprendre, dans une formation pathologique.

La mue dont il s'agit suppose un décollement annulaire longitudinal, séparant les couches chitineuses anciennes des couches plus jeunes, et une rupture transversale séparant le tronçon exuvié de celui qui reste. Or, il arrive que, les couches anciennes résistant à la rupture, ce sont les couches cuticulaires molles et l'épithélium sous-jacent qui cèdent, et alors toute

la gaîne est entraînée en même temps que le parasite qu'elle renferme. Telle est du moins l'explication la plus obvie du fait qui suit. Une chenille parasitée par deux *Echinomyia fera*, bien reconnaissables à l'aspect des soupiraux, étant venue à faire sa dernière mue et à se chrysalider, on a vainement attendu l'apparition de symptômes ultérieurs manifestant la présence des parasites, et finalement l'autopsie montra qu'ils n'existaient plus. La cuticule portait seulement, à la place des soupiraux, deux cicatrices froncées.

Au point de vue des emprunts nutritifs, il convient de séparer les parasites de larves des parasites d'adultes.

Les parasites de larves traversent trois périodes de durée inégale et variable suivant les espèces, durant lesquelles ils sont successivement *plasmophages*, *hémo-stéatophages*, *hémo-stéato-sarcophages*.

La plasmophagie correspond à l'état clos de la gaîne : le parasite étant isolé des viscères de l'hôte par une cloison épithéliale, ne peut utiliser que le liquide interstitiel (plasma hémolymphatique) qu'elle lui transmet par filtration physiologique. Il n'attaque pas les matériaux de cette cloison pour s'en repaître. Il la perfore, il est vrai, de bonne heure, dans la région qui correspond à son armure buccale, mais c'est pour atteindre directement le sang et le corps adipeux.

L'attaque directe de cette dernière formation survient toujours de très bonne heure, bien qu'à une époque variable. Tant que le parasite est peu développé, les lésions demeurent imperceptibles par voie d'observation directe; on peut toutefois reconnaître la nature du régime au contenu intestinal et à une différenciation très spéciale des cellules épithéliales de l'intestin moyen, qui en fait de véritables cellules adipeuses. Plus tard on trouve dans la zone accessible au parasite des lobes visiblement déchiquetés, souvent réduits à des loques suspendues aux trachées, ou bien l'hémolymphe se montre très chargée de gouttelettes graisseuses mises en liberté par la déchirure des cellules.

A une époque impossible à fixer morphologiquement, remarquable en tout cas au point de vue physiologique, vers la fin du troisième stade, il survient une suractivité d'alimentation très marquée, liée à la dernière maturation du parasite, ou soit au développement rapide de ses organes larvaires et à son approvisionnement en réserves en vue de la nymphose. Le sang et la graisse en nature ne lui suffisant plus, il devient alors franchement sarcophage, mais il ne tarde pas à abandonner le soupirail et à sortir de la gaîne de fixation.

Les parasites d'adultes, tels que *Bigonichæta*, paraissent être exclusivement hémo-stéatophages, encore absorbent-ils relativement peu de graisse.

D. Cas d'un séjour temporaire à l'état de vie errante dans la cavité générale, ou de vie sédentaire dans un organe particulier.

Chez un très grand nombre d'espèces la larve vit, durant une période plus ou moins prolongée de son existence entomobie, sans rapport direct avec l'extérieur. On la rencontre alors dans deux conditions différentes : libre parmi les viscères de l'hôte, ou fixée et comme encapsulée dans un organe particulier.

1. Vie errante.

Les espèces que nous avons observées libres appartiennent au groupe I : *Gymnosoma rotundatum*, *Meigenia floralis*, *Thrixion Halidayanum;* au groupe II : *Ceromasia rufipes, Tach. V.;* au groupe VI : *Blepharidea vulgaris*, *Hyria tibialis*, *Uclesia fumipennis*. On ne tient compte, pour dresser cette liste, que d'observations répétées, ayant permis de vérifier qu'il s'agissait bien d'un séjour prolongé, non d'un simple passage d'une station à une autre.

Les espèces du groupe I offrent ce genre de vie depuis la pénétration chez l'hôte jusqu'au voisinage de la première mue. *Ceromasia rufipes* est libre encore durant son deuxième stade, qui est remarquablement prolongé, mais il n'est pas sûr que cet état ne soit pas précédé d'un séjour intraorganique. Pour *Tach. V.*, la vie libre ne correspond qu'à la dernière période du stade I, période d'ailleurs prolongée et durant laquelle le parasite grandit très sensiblement. Les espèces du groupe VI, enfin, à en juger par *Uclesia*, sont libres durant la plus grande partie du stade I et il semblerait que telle soit leur condition de vie dès leur pénétration dans le corps de l'hôte; cependant l'existence d'une station intraorganique suivant immédiatement l'entrée n'est pas exclue avec une entière rigueur.

Dans cet état, qui peut se prolonger plusieurs mois *(Ceromasia, Uclesia)*, mais durant lequel le métabolisme est paresseux, le parasite respire l'oxygène dissous dans le plasma hémolymphatique et se nourrit de sang et de graisse, très principalement de sang. La croissance peut être assez accentuée, mais les organes internes se développent peu, surtout le corps adipeux; l'organisme, qui est remarquablement transparent, se présente comme un sac où flottent, dans une masse de plasma hémolymphatique hyalin, des

organes largement espacés et faits, en quelque sorte, du minimum d'éléments anatomiques (*Tach. V.*).

2. Vie intraorganique.

Parmi les organes dans lesquels on trouve le parasite, quelques-uns doivent être considérés comme des organes manifestes d'élection : les centres et les gros cordons nerveux, les muscles tégumentaires, l'intestin; d'autres ne sont peut-être que des lieux de séjour accidentels, pouvant tout au plus suppléer le véritable site d'élection, et en tout cas n'ont pas été l'objet d'observations assez répétées pour qu'on puisse reconnaître leur véritable caractère. On peut énumérer dans cette deuxième catégorie le corps adipeux, les gonades, les glandes salivaires.

Séjour dans un organe nerveux. — Les ganglions cérébroïdes de préférence, et à leur défaut les ganglions sous-intestinaux, les connectifs et les gros troncs transversaux des nerfs périphériques, tels sont les organes où vont se loger, dès leur arrivée dans la cavité générale, certaines espèces du groupe II : *Crossocosmia sericariæ* (Sasaki), *Gonia atra, Tach. V.* Cet habitat constitue sans doute, après le processus d'invasion de l'hôte, le trait le plus curieux de leur parasitisme.

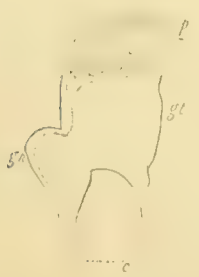


Fig. 20*t*. Cerveau d'une chenille de *Chondrostega Vandalicia* logeant une larve I de *Tach. V.* Gr. : 30.

c, commissures latérales du collier œsophagien; — *gn*, ganglion cérébroïde gauche, normal; — *g t*, ganglion cérébroïde droit, très tuméfié; — *p*, parasite.

Les faits se présentent chez *Gonia* et *Tach. V.* comme chez l'espèce japonaise. Dans le cas d'un seul parasite, c'est généralement le cerveau qui est infesté dans les conditions reproduites fig. 20*t*. La larve habite une logette située superficiellement, dans la zone claire sous-névrilématique qui entoure immédiatement les cellules nerveuses sombres, mêlées chez plusieurs chenilles de cellules de soutien pigmentées. La loge est complètement close, le névrilème se refermant très tôt derrière le parasite, dès que celui-ci est parvenu à une profondeur suffisante. Le lobe intéressé s'hypertrophie d'ordinaire dans toutes ses parties, sans que la réaction se transmette au lobe symétrique.

Dans le cas de nombreux concurrents, ils peuvent s'accumuler côte à côte non seulement dans les ganglions cérébroïdes, mais aussi dans les ganglions ventraux, ou se distribuer en chapelet dans les cordons nerveux, fig. 53. Le site adopté alors n'est déterminé que par la nécessité de se loger. Ils peuvent pénétrer

en pleine substance nerveuse et amener des déformations extérieures rendant l'organe méconnaissable. La mort de l'hôte paraît être la suite nécessaire d'une infection trop généralisée.

Le séjour dans l'organe nerveux est limité à la première période du stade I. Chez *Tach. V.*, la seule espèce que nous ayons pu suivre un peu plus exactement, à ce point de vue, la larve primaire devient libre dans la cavité générale bien avant d'avoir atteint la moitié de la taille qu'elle aura lors de la mue. L'invasion de l'hôte par les voies digestives n'étant pas compatible avec une taille comparable à celle de la généralité des autres Tachinaires, les larves de ce groupe se trouvent condamnées, tout d'abord, à une gracilité et à une délicatesse particulières; un stage intraganglionnaire est sans doute destiné à leur assurer, tandis qu'elles se fortifient, une protection plus complète et, en général, de meilleures conditions de vie. Mais ce stage n'aurait pu se prolonger sans compromettre l'existence de l'hôte et par suite celle même des parasites.

Ces remarques amènent à poser la question de savoir si un stage intraganglionnaire est invariablement lié à la pénétration par l'intestin. Les données d'observation sont encore trop incomplètes pour permettre une réponse catégorique. Les faits semblent jusqu'ici indiquer que les parasites trouvés dans les organes nerveux étaient entrés par l'intestin; mais il ne paraît pas aussi sûr que tout parasite entré par l'intestin passe par un stage intraganglionnaire. Nous allons voir, en effet, qu'un séjour dans un autre organe paraît en tenir lieu pour quelques espèces.

Séjour dans un muscle cutané. — Une espèce du groupe II, *Sturmia pupiphaga*, et une autre du groupe V, *Cyrtophlebia ruricola*, se logent dans l'épaisseur d'une fibre musculaire du système cutané. Si on attribue à cette fibre la valeur d'une grande cellule multinucléée, on a donc affaire à ce cas particulièrement intéressant dans l'histoire des rapports parasitiques, d'un parasite aussi élevé en organisation qu'un insecte, logé dans une cellule de son hôte.

La fibre envahie, tuméfiée d'abord localement, puis totalement, est bientôt transformée en un sac à parois minces — sarcolemme et membranes trachéolaires —, qui se distend à mesure que le ver grandit et dont la nature serait indéchiffrable, à partir d'un certain degré de dégénérescence, si l'on n'était guidé par les stades moins avancés. Cette poche n'est abandonnée qu'à la fin du stade I (*Cyrtophlebia*), ou même du stade II (*Sturmia*).

Nous avons vainement cherché à nous rendre compte si, dans le cas de cette dernière espèce, le séjour intramusculaire était précédé d'un séjour intraganglionnaire. Il semblerait plutôt que l'un tienne la place de l'autre.

Séjour dans l'intestin. — Il a été remarqué plus haut que la larve de *Compsilura* sûrement, et probablement aussi celle des autres espèces du groupe VI passent toute leur existence entomobie dans l'intestin de l'hôte.

Cet habitat d'élection diffère des deux précédents sur deux points entre autres. Il ne s'agit plus d'un site où la larve se transporte d'elle-même, mais d'un organe où elle est passivement introduite; il ne s'agit plus d'un organe massif, dont les tissus lui forment une logette close, mais d'un organe tubuleux à la paroi duquel elle semble se tenir accrochée par des moyens mécaniques dont la mise en jeu dépend de sa spontanéité : tantôt nous l'avons trouvée libre, même au stade I, dans une anfractuosité épithéliale, tantôt elle adhérait si fortement, par la région stigmatique, qu'on ne pouvait l'extraire sans qu'elle entraînât un lambeau de la paroi épithéliale.

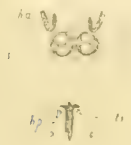


Fig. 21 *t*. *Compsilura concinnata*, stigmates postérieurs et harpons péristigmatiques de la larve I. Gr. : 300.

h a, harpon préstigmatique, pair; — *h p*, harpon rétrostigmatique, impair; — *p s*, plaque stigmatique; — *t s*, terminaisons sensitives, en doigt ou en ponctuation aréolée; — *A B*, ligne horizontale suivant laquelle la peau se replie sur les stigmates en formant deux lèvres prenantes.

L'accrochage facultatif est principalement réalisé au moyen d'un système de harpons chitinisés, situés respectivement en avant et en arrière de la ligne horizontale définie par le bord postérieur des stigmates. Au stade I ces harpons, au nombre de trois, sont situés deux en avant, un en arrière, fig. 21 *t*. Les antérieurs, plus grêles, ont la forme d'un hameçon dont la tige, située longitudinalement et adhérente, forme la base par laquelle l'organe prend appui sur la cuticule, tandis que le crochet devient libre et se dirige en avant. Le harpon postérieur, plus robuste dans son ensemble et en forme d'ancre, peut être considéré comme résultant de la soudure de deux hameçons et a ses crochets dirigés en sens inverse des antérieurs. On conçoit que, suivant une tendance fréquemment observée chez les larves dont il s'agit, la peau se relève de part et d'autre de la ligne *A B*, en formant deux mors de pince susceptibles de saisir l'épithélium de l'hôte et d'y fixer le parasite. Au IIe stade les harpons sont remplacés par trois forts nodules cornés, dont les antérieurs sont assez informes, anguleux, le postérieur gardant encore des indices de duplicité et tridenté du côté des stigmates. Au stade III il n'existe plus de harpons proprement dits, mais un

semis de fortes spinules de direction opposée, formant par leur ensemble trois râpes, deux préstigmatiques et une poststigmatique.

Séjour dans un lobe adipeux. — On observe assez fréquemment dans ces formations des larves qui, d'ordinaire, habitent les ganglions ou les muscles cutanés : larve primaire de *Sturmia pupiphaga* (chenille envahie à l'état libre) et de *Gonia atra* (parasitation provoquée). Nous y avons trouvé aussi la larve secondaire de *Ceromasia florum*, dont les conditions normales d'habitat sont insuffisamment connues, mais qui semble vivre plutôt à l'état de liberté.

Il s'agit, dans tous ces cas, d'une situation rigoureusement intraorganique, le parasite pénétrant dans l'épaisseur de la lame adipeuse, laquelle se referme derrière lui. Sa présence détermine une tuméfaction croissante de la lame et finalement sa transformation en une poche à parois minces, très semblable pour l'aspect extérieur à une poche de nature musculaire.

Ebauches génitales. — La larve primaire de *Sturmia* s'y est montrée à diverses reprises, dans des conditions qui reproduisent à peu près celles de l'habitat intraganglionnaire; la larve primaire d'*Hyria*, une fois.

Glandes séricigènes. — Nous ne pouvons relever, sur cet habitat assez singulier, qu'une observation demeurée isolée et relative à une larve non déterminée, parasite de la chenille de *Chondrostega Vandalicia*. Cette larve était logée dans l'épaisseur même del'épithélium glandulaire, entre l'intima et une couche résiduelle de cytoplasme. Elle était très petite, mais possédait néanmoins l'armure buccale double qui ne s'observe, dans la très grande généralité des Tachinaires, qu'au stade II.

Raison de la localisation intraorganique du parasite ; régime correspondant.

Pourquoi le parasite s'établit-il de préférence dans les organes énumérés et quel est son régime alimentaire durant son séjour intraorganique ?

La réponse à ces questions ne peut être cherchée dans une sorte d'alimentation raffinée, pour laquelle l'hémolymphe, p. ex., serait insuffisante. Ce n'est point pour se nourrir de substance nerveuse que les espèces ganglionicoles gagnent les centres nerveux. Cette idée, acceptée par Sasaki (86), a contre elle le fait que le parasite ne pénètre pas, d'ordinaire, très profondément dans le ganglion et n'y exerce pas d'autres ravages directs que ceux qui sont nécessaires pour le creusement d'une logette simplement capable de le contenir [1].

[1] On est frappé, quand on examine un cerveau de chenille infesté, de l'immobilité relative du parasite, surtout de l'immobilité de son armure buccale. Elle contraste fortement avec l'allure bien connue d'un jeune asticot attablé à un tissu animal dont il se repaît.

Ce n'est pas davantage pour la substance contractile comme telle que les espèces musculicoles se logent dans une cellule musculaire : une première cellule vidée la larve passerait à une autre. Ce n'est même pas la graisse qui est avant tout visée, lorsque le parasite se met dans l'épaisseur d'une lame adipeuse : on en a la preuve dans le fait qu'il reste en place, distendant sa logette en une poche à mince paroi, au lieu de miner, comme font p. ex. des larves de *Phytomyza*, mangeuses de parenchyme, qui se sont introduites dans l'épaisseur d'une feuille.

Le cas de l'intestin paraît tout d'abord moins aisé à trancher dans le même sens. Pourtant, si on limite la question à la période de jeunesse où le parasite est comparable aux espèces précédentes, période antérieure à l'apparition de conditions nouvelles dues aux phénomènes d'inflammation et de dégénérescence, les lésions directes que l'on observe sont trop insignifiantes pour faire supposer qu'il se nourrit, au moins principalement, des cellules épithéliales.

Ces mêmes remarques s'étendent aux gonades.

Dans tous ces organes — nous laissons de côté le cas à peine entrevu de la glande séricigène — le parasite se nourrit très approximativement comme les cellules mêmes d'un organe massif, des plasmas interstitiels que les parois de sa logette laissent filtrer jusqu'à lui. Son régime est avant tout une sorte de *plasmo-* ou de *lymphophagie*. A quoi il faut ajouter, sans doute, l'utilisation du magma résultant de la dégénérescence des éléments mortifiés. On ne peut guère s'arrêter, dans le cas des parasites intestinaux, à l'idée d'une intervention des substances végétales solubilisées par l'épithélium digestif de la chenille; ce serait supposer ces parasites phytophages.

Le régime exclu, la raison d'être des habitats intraorganiques ne peut guère être cherchée que dans une protection plus complète et des conditions respiratoires meilleures. Déjà, à propos du *Thrixion* (98), nous avions cru pouvoir interpréter par là le choix d'une place pour le percement d'un soupirail cutané; mais le principe a une plus grande extension et peut, semble-t-il jusqu'ici, être considéré comme une loi valable pour tous les sites d'élection.

Il est clair que le parasite, une fois parvenu dans le cerveau, ou dans le testicule, y bénéficie des protections de toute sorte assurées à des organes d'une importance majeure : protections anatomiques, le garantissant contre les compressions ou les frottements; protections physiologiques, pourvoyant abondamment à sa nutrition et à sa respiration.

Or, ce sont les protections respiratoires qui se montrent particulièrement remarquables dans les organes le plus nettement caractérisés comme lieux d'élection; il paraît naturel de leur reconnaître une part prépondérante dans le déterminisme de la localisation.

S'il s'agit des centres nerveux, on sait en gros qu'ils sont luxueusement desservis par le système trachéen (1). En plus de très nombreuses branches superficielles qui leur sont communes, à la richesse près, avec la généralité des organes, ils en reçoivent de profondes, qui sillonnent en tout sens leur épaisseur et fournissent en quelque sorte directement à tous les éléments anatomiques. Mais il convient de rappeler surtout les nombreuses cellules trachéolaires dont l'importance comme facteurs histologiques et comme organes respiratoires mérite d'arrêter particulièrement l'attention.

De telles cellules ont été signalées dans les centres nerveux des insectes, des diptères notamment, par Bauer (04). Chez les chenilles, qui nous intéressent ici plus directement, puisqu'elles sont les seuls hôtes connus des Tachinaires ganglionicoles, elles siègent très profondément, sous la zone des cellules nerveuses. On remarque aisément leur noyau de très grande taille, à chromatine finement morcelée, à forme générale souvent très anfractueuse, ou offrant même des perforations de part en part qui livrent passage à des trachéoles et à un îlot de cytoplasme, fig. **22** *t* (2). La masse centrale du cytoplasme, la seule partie du corps cellulaire qu'on puisse individualiser sur les coupes, est très finement granuleuse et perforée de trachéoles de calibre varié.

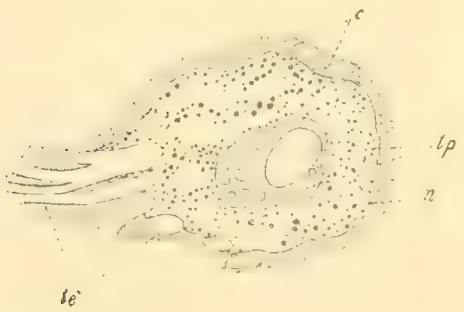


Fig. **22** *t*. Partie centrale d'une cellule trachéolaire intracérébrale à noyau troué de *Malacosoma Neustria* L. Gr. appr. : 1100.

c, cytoplasme; — *n*, noyau; — *te*, trachéoles extérieures au noyau, intéressées sous diverses incidences; — *tp*, trachéoles perforantes.

(1) Benedicenti (95) a fait remarquer, à propos du système nerveux central de *Bombyx mori*, que les trachées y abondent au point d'en rendre l'étude difficile.

(2) Cette disposition, qui semble nouvelle dans l'histoire des cellules trachéolaires et qui constitue de toutes façons une curiosité cytologique, se présente comme un état limite de la forme anfractueuse, correspondant à l'exagération d'une cavité et à la soudure des bords venus en contact; on trouve toute la suite des intermédiaires.

Un rapprochement avec le noyau troué des leucocytes n'est pas illégitime et il paraît plus rationnel d'interpréter la genèse de celui-ci par un processus analogue (l'anfractuosité servant de point de départ correspondrait ici à la sphère) que par l'invagination si souvent invoquée de la membrane.

Une circonstance à souligner c'est que ce protoplasme trachéolaire, qu'il soit massé autour du noyau ou qu'il s'étende sous la forme d'un mince revêtement autour des trachéoles, quand elles deviennent libres, paraît être doué de propriétés réductrices et spécialement adapté aux échanges respiratoires (1). On est donc fondé à apprécier d'après l'abondance des trachéoles et des éléments trachéolaires l'approvisionnement respiratoire d'un organe. Il n'en faut pas davantage pour expliquer la parasitation élective des centres nerveux et des gros cordons qui s'en détachent (2).

Après ceux des centres nerveux, on ne trouverait aucun autre élément anatomique aussi riche en canaux aérifères que ceux du système musculaire cutané. Ces fibres, appelées à fournir durant la vie de l'insecte une si forte somme de travail, reçoivent individuellement un ou plusieurs troncs qui se ramifient en rampant à leur surface et se continuent même, d'après Cajal (90), sous le sarcolemme et entre les colonnettes contractiles, en un réseau de capillaires trachéens (3).

E. Vie à l'état de fixation contre un soupirail IIe, cutané ou trachéen, ou contre un stigmate, succédant à une période de vie errante, ou de vie intraorganique.

A une époque un peu variable avec les espèces, en général aux approches de la Ie mue, quelquefois plus tard (*Ceromasia rufipes*, *Sturmia pupiphaga*), le métabolisme devenant plus intense la larve cherche à mettre et à maintenir ses stigmates postérieurs en rapport avec l'air gazeux. Qu'elle soit demeurée errante jusqu'alors, qu'elle vienne d'abandonner un organe de première élection, ou même sans l'abandonner (*Compsilura*), elle perce un soupirail IIe, cutané ou trachéen, et y maintient ses stigmates, ou du moins elle les applique contre un stigmate de l'hôte. Son régime, dans ces divers cas, est le même que dans la fixation contre un soupirail Ire.

(1) Holmgren (96) a cru pouvoir rapprocher les attributs chimiques du protoplasme trachéolaire de ceux des hématies des vertébrés. Nos observations sur l'aptitude aux colorations vitales, chez les cellules trachéolaires et les cellules de la vésicule rectale (manifestement respiratoires) de certaines larves, sont d'accord avec cette idée générale.

(2) Les connectifs de la chaîne nerveuse et les gros troncs nerveux en général participent à la riche trachéisation des centres, du moins pour ce qui est des trachéoles superficielles.

(3) Longtemps il nous a été impossible de vérifier cette donnée, mais des particularités comme celle indiquée fig. 86, *tr*, paraissent confirmer son exactitude.

1. Soupirail IIe cutané (Carcelia, Ceromasia rufipes, Cyrtophlebia ruricola, Meigenia floralis, Thrixion, Uclesia).

Il peut être percé en un point quelconque *(Meigenia)* lorsque l'hôte est une larve paresseuse, chez laquelle toutes les régions tégumentaires sont sensiblement équivalentes pour les avantages offerts. Mais d'ordinaire il occupe une place choisie : chez les chenilles, souvent le voisinage d'un stigmate (*Carcelia*, *Uclesia*, FIG. 90), ou d'une glande répugnatoire (*Carcelia*) (1), ou la région dorsale (*Cyrtophlebia*) (2) ; chez un insecte adulte, une région plus mince et correspondant à une place plus libre intérieurement, comme la peau du cou des forficules (*Ceromasia rufipes*), ou celle des flancs dans le cas des phasmes (*Thrixion*).

Toutes les données objectives que nous avons pu recueillir sur l'acte même du percement tendent à confirmer qu'il est effectué dans un mouvement de recul, comme nous avons eu l'occasion de le signaler pour *Thrixion* (98) et *Meigenia* (02). Grâce à des mouvements vermiculaires qui refoulent le sang d'avant en arrière, la région stigmatique du parasite fonctionne comme un piston poussé hydrauliquement, dont l'effet est nécessairement augmenté par la morsure des nodules ou denticules chitineux péristigmatiques. Successivement les tissus mous et les strates cuticulaires jeunes sont usés et la couche externe de chitine dure finit par éclater légèrement. L'ouverture ainsi pratiquée est souvent d'une extrême petitesse et irrégulière. Jamais nous n'avons pu constater une intervention de l'armure buccale. D'ailleurs on se figure mal la petite larve allant donner un coup de stylet à la peau de l'hôte, et se retournant pour mettre ses stigmates contre la piqûre. Jamais, non plus, nous n'avons vu perler une goutte de sang, même par un soupirail frais, ce qui ne s'explique bien que si l'instrument perforant demeure contre l'ouverture.

Il se pourrait néanmoins que la perforation elle-même fut précédée de manœuvres préliminaires où interviendrait l'armure buccale. Plus d'une fois, dans le cas de *Uclesia*, nous avons observé au voisinage de la jeune larve des formations arrondies, pédicellées, qui se révélaient à l'observation microscopique comme des fibres musculaires coupées et tombées en dégénérescence, adhérant encore à leur point d'insertion par une partie à structure mieux conservée et identifiable. Cette destruction de muscles autour

(1) Se trouve à peu près indifféremment près d'un stigmate, latéralement, ou dorsalement près d'une des cornicules exsertiles d'*Euproctis chrysorrhoea*.

(2) Le plus souvent à côté de la grande bande jaune de la chenille de *Spintherops*.

de l'endroit choisi pour le percement du soupirail ne serait-elle pas commandée par une impulsion instinctive et imputable à l'armure buccale? Le parasite, en tout cas, en tire avantage : la peau de la chenille étant de ce fait paralysée localement, il est à l'abri des compressions qui pourraient résulter de ses plissements.

Tandis que s'effectue l'opération du forage, l'épiderme lésé réagit autour du parasite et les bords de la plaie s'étendent sur lui en l'emprisonnant dans une gaîne plus ou moins fine. Cette gaîne IIe a les mêmes caractères fondamentaux que la gaîne I^e^. Comme celle-ci elle est souvent compliquée par l'adjonction de muscles, de trachées, de lobes adipeux en dégénérescence. Souvent, en effet, le parasite est déjà niché dans un lobe adipeux quand il commence à pousser contre la peau de l'hôte (*Meigenia*) et les muscles cutanés forment une couche trop continue pour ne pas être fréquemment intéressés, aussi bien que les trachées qui les desservent (*Uclesia*).

Le cas, observé chez *Thrixion*, d'une gaîne réduite à un simple bourrelet, demeure jusqu'ici isolé. Le plus souvent cette poche forme une enveloppe qui paraît complète durant tout un temps, surtout durant le IIe stade et les premiers temps du IIIe, bien qu'elle finisse toujours par être déchirée en avant.

En plus de sa position presque toujours nettement privilégiée, quelques autres indices caractérisent à l'examen direct un soupirail IIe : la tache brune qui se développe autour de lui sur le tégument de l'hôte est moins étendue, et la cupule de chitine pathologique, à la base de la gaîne, est moins forte que dans le cas d'un soupirail Ire. Il n'est pas rare, lorsque l'hôte vient à muer, que cette cupule se détache tout entière, en même temps que les parties molles qui la revêtent, le parasite tombant, enveloppé de sa gaîne, au milieu des viscères. Cet accident le met dans l'impossibilité de respirer l'air en nature, à une époque où il lui est indispensable, et le condamne à une mort plus ou moins prochaine. Il ne cherche pas à percer un nouveau soupirail (*Uclesia*).

Les gaînes I^es^ et les gaînes IIes développées chez un même hôte autour de deux parasites différents peuvent être très pareilles jusque dans leurs caractères accessoires. C'est le cas des gaînes formées chez les forficules autour de *Bigonichæta* (gaîne I^e^) et de *Ceromasia* (gaîne IIe) : l'une et l'autre sont très fines, à cupules très peu chitinisées, mais allongées en un *siphon respiratoire* conique.

2. Soupirail IIe trachéen.

Au lieu de se mettre en rapport avec l'air extérieur par un orifice cutané, certaines espèces empruntent simplement le système respiratoire de l'hôte au moyen d'un orifice trachéen. *Hyria*, *Siphona* s'installent près d'un stigmate, sur une des grosses trachées qui en divergent; *Blepharidea* perfore en un point quelconque une forte trachée; *Gymnosoma* se fixe sur une vésicule trachéenne thoracique de l'hémiptère.

Fig. 23 *t*. *Hyria tibialis I* dans un lobe adipeux de *Vanessa*; débuts de la gaîne secondaire trachéenne. Gr. : 45.

Le parasite, dont le contour est partiellement pointillé, détermine une saillie médiane du lobe adipeux; il a ses stigmates postérieurs au niveau d'une déchirure déjà visible vers le milieu du segment trachéen dessiné.

Le processus de perforation et de fixation, d'après un ensemble concordant d'observations, paraît être le suivant. Le parasite se loge tout d'abord dans un lobe adipeux, fig. 23 *t*, et le pousse dans un mouvement de recul contre la trachée. Celle-ci s'imprime plus ou moins dans la masse molle et se trouve immobilisée, tandis que, sous l'action des accidents chitineux péristigmatiques, le lobe adipeux d'abord et ensuite la paroi trachéenne finissent par être perforés. Le lobe dégénère et se transforme en une poche membraneuse affaissée sur le parasite; l'épithélium trachéen réagit à la manière de l'épithélium cutané, en développant une gaîne de fixation qui s'insinue entre le parasite et la poche adipeuse, et constitue comme une doublure de celle-ci. L'orifice peut être plus étroit que la trachée. Dans le cas de la vésicule trachéenne abordée par *Gymnosoma*, nous n'osons même pas affirmer qu'il soit réel; l'organe est en tout cas lésé et réagit comme les trachées réellement déchirées.

La gaîne de fixation trachéenne a fondamentalement les mêmes caractères que les gaînes cutanées, cependant la participation du corps adipeux paraît y être plus régulière. C'est une poche pouvant, durant tout un temps, envelopper complètement le parasite (*Blepharidea*, *Hyria*), bien qu'à un stade avancé elle s'ouvre toujours en avant pour en laisser sortir les premiers anneaux. La partie qui dérive de la trachée comprend, comme les gaînes cutanées, une couche interne cuticulaire et une couche externe ma-

tricielle, celle-ci excessivement mince la plupart du temps et à éléments presque introuvables. La couche cuticulaire prend, dans la région proximale, la couleur brune de la chitine pathologique et apparaît sous la loupe comme une cupule *cb*, FIG. 24*t*, de grandeur variable. La teinte brune s'étend plus ou moins autour du soupirail sur l'*intima* trachéenne [1].

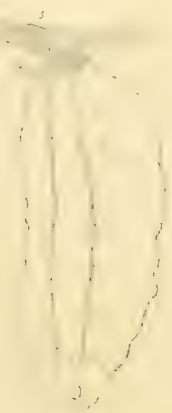


FIG. 24*t*. *Hyria tibialis I* vu par transparence dans sa gaîne trachéenne; celle-ci complètement modelée par dégénérescence et affaissement du lobe adipeux. Gr. : 14.

c b, cupule basale brune, vue par transparence sous les parties molles; — *l l*, limite antérieure de la gaîne; — *s*, stigmate de la chenille (*Vanessa*) extirpé avec la trachée *t*.

Conformément à la remarque déjà faite à propos des gaînes cutanées, la gaîne trachéenne est bien moins chitinisée chez les hôtes adultes que chez ceux à l'état de larve. Celle qui se développe chez les Pentatomides autour de *Gymnosoma* est très pareille à celle qui se forme chez les forficules autour de *Bigonichæta* et s'allonge comme celle-ci en un *siphon respiratoire* qui se remplit d'air progressivement, à mesure que le parasite s'enfonce davantage dans la cavité abdominale de l'hémiptère.

La première dépouille du parasite est abandonnée dans la partie proximale de la gaîne où il est ordinairement facile de la retrouver. La seconde peut rester dans la partie distale ou être rejetée parmi les viscères de l'hôte (*Gymnosoma*), circonstance qui suppose de la part de la larve une certaine liberté.

La couleur générale des gaînes trachéennes rappelle quelquefois très nettement celle du corps adipeux de l'hôte et témoigne ainsi de leur mode de formation.

3. Accolement à un stigmate.

Cette seconde manière d'emprunter le système respiratoire de l'hôte est celle de *Compsilura*, de *Sturmia* et aussi, d'après les données de SASAKI (86), de *Crossocosmia*. Le parasite se place contre un stigmate ou contre le riche buisson de trachées qui en divergent et y tient fortement appliqué son propre appareil stigmatique.

---

[1] A mesure que le parasite grandit en continuant de pousser à reculons, il peut arriver, s'il se trouve près d'un stigmate, que tout ou presque tout le buisson stigmatique soit mortifié et forme un amas de chitine brune qui se soude à la base de la cupule et donne lieu à l'apparition, à l'extérieur, d'une auréole ou d'une tache sombre (*Hyria*).

Sturmia exécute la manœuvre après avoir abandonné sa poche musculaire et en poussant à reculons dans un nid grossier de lobes adipeux; *Compsilura*, sans sortir de l'intestin, mais en repoussant de même la paroi de celui-ci, devenue d'ailleurs très mince et généralement dépouillée alors de son épithélium. Les organes divers directement lésés par ce foulage dégénèrent et l'épithélium cutané développe par réaction inflammatoire une gaine très réduite, qui s'ajoute au nid de foulage. La teinte brune de la chitine pathologique apparaît à la base de cette gaîne et sur le tégument de l'hôte, où elle forme soit une auréole péristigmatique, soit une tache apposée au stigmate.

La IIe mue s'effectue dans ce nid complexe où la larve se maintient à peu près jusqu'à sa complète maturité et qu'elle renforce, surtout à la dernière période, de ses déjections et de ses membranes péritrophiques.

F. Dernière période de la vie parasitique et empupage.

Nous laissons de côté, faute de renseignements personnels, les *Conopidæ* et les *Sarcophagidæ*, les observations qui vont suivre visant uniquement les représentants de l'ancien groupe des Tachinaires.

Si on considère le régime adopté durant la dernière période de la vie endoparasitique, on est amené à séparer de la grande masse un certain nombre d'espèces qui continuent, jusqu'à leur plein développement larvaire, à s'alimenter de sang et de graisse, et finissent par abandonner leur hôte sans en déterminer directement la mort. Les autres, d'un parasitisme moins affiné, deviennent à un moment donné des sarcophages brutaux, amènent la mort de l'hôte par leurs ravages directs et ne l'abandonnent qu'à l'état de dépouille plus ou moins vidée.

1. Espèces ne passant pas par une période de sarcophagie.

On peut énumérer dans cette division, par ordre d'innocuité décroissante : *Thrixion Halidayanum*, *Gymnosoma rotundatum*, *Bigonichœta setipennis*, *Ceromasia rufipes*, parasites d'orthoptères ou d'hémiptères adultes; *Hyria tibialis*, *Tach. V.*, parasites de chenilles.

La larve du *Thrixion* demeure jusqu'ici la plus inoffensive. Dépourvue à ses deux derniers stades de crochets buccaux, elle est exclusivement héma-

tophage; sa sortie, d'ailleurs, ne comporte pas de lésion nouvelle, car elle se fait par le soupirail. Aussi le phasme ne meurt-il pas nécessairement des suites du parasitisme. Il peut même, s'il s'agit d'une femelle n'ayant pas hébergé un trop grand nombre de parasites, recommencer à pondre.

Les autres espèces sont munies de crochets buccaux et en font usage, à l'époque de leur plus grande activité nutritive, pour piocher le corps adipeux, et, au dernier moment, pour s'ouvrir un orifice de sortie. Les muscles et les viscères de l'hôte sont néanmoins respectés; aussi avons-nous vu des *Piezodorus* et des chenilles de *Vanessa* et de *Chondrostega* survivre plusieurs jours à l'évasion de leurs parasites (*Gymnosoma, Hyria, Tach. V.*) (1). Il semble difficile néanmoins qu'il y ait retour à un état tout à fait normal, soit par suite de la large blessure faite par le parasite en s'évadant, soit à cause de l'épuisement trop grand que son séjour a déterminé.

Dans le cas de *Gymnosoma*, la blessure est faite dans une région moins résistante du tégument abdominal de la punaise, p. ex. dans la membrane mince qui forme, à la base de l'oviscapte, une sorte de poche évaginable, dissimulée au repos. La déchirure peut être masquée par le retour en place des parties dures avoisinantes, ou ne se manifester à l'extérieur que par l'apparition d'une tache sombre (brun de chitine pathologique). Mais en tout cas c'est une porte d'entrée ouverte aux microorganismes, spécialement aux spores d'une Entomophthorée dont les hyphes envahissent fréquemment la cavité générale et amènent la mort de l'hémiptère (2). D'ailleurs le parasite, suivant une loi très générale, se vide avant de percer le trou d'évasion, laissant l'hôte encombré des anses d'un long boyau, qui n'est autre que la membrane péritrophique avec son contenu stercoral. Ce boyau, de consistance glaireuse, ne peut que constituer un milieu de culture très favorable à l'infection microbienne.

Hyria et *Tach. V.* perforent la peau de la chenille au voisinage du soupirail, sans se libérer auparavant de leur gaîne de fixation (3). La blessure,

---

(1) La survie a été de plus de dix jours pour un *Piezodorus*. Tout récemment NIELSEN (09) a publié le fait de la survivance d'un autre hémiptère, *Dolycoris baccarum F.*, après l'évasion d'*Ocyptera brassicaria F.*

(2) Plusieurs observations concordantes, faites à S. Fiel (Portugal) en août 1903. Dans un cas demeuré isolé, nous avons trouvé intérieurement, amoncelés contre la blessure, une grande quantité d'infusoires ciliés.

(3) Ce qui n'empêche pas que le boyau péritrophique ne puisse sortir, en cheminant d'arrière en avant entre la gaîne et le parasite et tomber, par la large déchirure antérieure, dans la cavité générale de l'hôte.

lorsque les lèvres en sont affaissées, constitue un orifice qui ne dépasse guère la largeur d'un stigmate; la gaine y demeure généralement engagée et empêche l'hémorragie. La chenille languit d'ordinaire quelques jours, puis meurt, même en présence d'une nourriture abondante.

Dans le cas des deux parasites des forficules, la suite des faits n'a pas été observée jusqu'au bout; pourtant tout porte à croire qu'elle est très approximativement la même que dans celui de *Gymnosoma*. Il est très probable que la forficule continue de manger jusqu'à l'évasion du parasite, car nous avons trouvé la pupe de celui-ci, encore toute fraîche, dans le trou que de nombreuses forficules gardées en observation avaient creusé dans une pomme de terre : manifestement le diptère était sorti tandis que la forficule était dans cette même cavité. Jamais, cependant, nous n'avons pu retrouver ni l'hôte vivant, ni son cadavre, ce qui tient, probablement, à la voracité bien connue des forficules, qui dévorent facilement les cadavres de leurs compagnes.

Une fois sortie de l'hôte, la larve cherche, pour s'y empuper, un abri pouvant être de nature variée. La pupe de *Bigonichaeta* et de *Ceromasia* se trouve, à l'état de liberté, dans les retraites habituelles de l'hôte, sous les pierres, dans le creux d'un roseau coupé, dans une gousse de *Colutea*. En captivité l'empupage a lieu, pour la plupart des espèces, dans la terre ou sous les feuilles sèches du terrarium.

2. Espèces devenant sarcophages.

Cette seconde division comprend, semble-t-il, le plus grand nombre des Tachinaires, surtout parmi les parasites de larves.

A une époque du stade III variable d'une espèce à l'autre et qui ne saurait être définie que physiologiquement, par l'entrée en scène d'une suractivité nutritive destinée à parfaire la croissance générale et à accumuler les réserves pour le temps de la nymphose, le parasite dévore d'abord le corps adipeux partout où il peut l'atteindre, puis son attaque se porte avec la même brutalité sur les parties molles du tégument, muscles et épiderme, et sur les viscères.

Dès le début des désordres organiques résultant de ces lésions, l'hôte manifeste une somnolence et un malaise croissants. S'il s'agit d'une chenille à peu près mûre, on remarque très souvent qu'elle se prépare à la chrysalidation, se vide, se dépouille de ses poils (*Chondrostega*, sous la morsure

d'*Uclesia*), file un cocon qui demeure d'ordinaire incomplet, ou commence l'acte même de la chrysalidation sans pouvoir l'achever. A mesure que les ravages s'aggravent, la mort survient lentement et comme par degrés. Des changements de consistance et de teinte la précèdent ou la suivent : le tégument devient flasque et prend la couleur brune d'un cadavre en putréfaction, sans toutefois dégager de mauvaise odeur [1]. Si la sarcophagie n'a éclaté qu'après la chrysalidation de la chenille, les dégâts ne se manifestent à l'extérieur que par le virage à une teinte grise ou rosacée. Celle-ci tient à l'émiettement et à la mise en bouillie du contenu intestinal particulier aux chrysalides. Dans tous les cas, l'apparition de la teinte cadavéreuse annonce que les parties molles sous-jacentes sont détruites et que leurs débris détritiques, mêlés aux excréments du parasite, forment un magma pâteux.

Les allures générales du parasite sont devenues celles d'un asticot. Lorsqu'on peut apercevoir par transparence son armure buccale, on la voit sans cesse animée de mouvements de protraction et de rétraction. La couleur générale du corps, due à celle des organes internes qui se voient sous la cuticule, change rapidement : l'intestin, dont le contenu était jaune ou vert pendant la période stéatophage, se montre bourré d'une pâte brune et les lobes adipeux, auparavant plus on moins hyalins, deviennent opaques et d'un blanc de lait. La taille augmente avec une rapidité remarquable.

Le régime de sarcophagie commence avant que le parasite ait abandonné sa gaîne de fixation; mais il ne tarde pas, généralement, à en sortir pour devenir libre dans la cavité générale et porter ses ravages toujours plus loin. Quelques espèces, qui paraissent moins voraces et qui trouvent, dans la zone immédiatement accessible de leur place une ration de vivres suffisante, demeurent fixées jusqu'au moment de l'évasion (*Cyrtophlebia ruricola*).

Parvenue à sa maturité, ou n'ayant plus rien à dévorer, la larve s'empupe quelquefois dans la dépouille de l'hôte (*Meigenia*, *Nemorilla*, *Ech. fera*) [2]; mais plus souvent elle s'échappe pour aller à la recherche d'un

[1] Nous avons signalé à propos de *Meigenia floralis* (02) l'absence d'odeur putride et le développement d'une odeur plutôt agréable de pomme. La première de ces circonstances est générale, la seconde n'est pas exclusivement propre au *M. floralis*, on l'observe encore chez *Echinomyia fera*, p. ex., mais elle est néanmoins plus rare.

[2] La position dans laquelle la larve s'immobilise, dans ce cas, n'est pas quelconque; les stigmates postérieurs sont généralement placés en regard d'une large déchirure par où se feront les échanges respiratoires (*Meigenia*, *Ech. fera*).

abri. Quelques espèces utilisent les deux modes, même vis-à-vis d'un même hôte (*Tricholyga major*, *Uclesia*).

A l'inverse des soupiraux, l'orifice d'évasion est pratiqué à l'aide de l'armure buccale et n'a rien de régulier dans sa forme, ni de caractéristique dans sa situation. Il n'est pas très rare qu'on en voie partir un filament soyeux pouvant avoir plusieurs fois la longueur du parasite, particulièrement remarquable dans les chrysalides de *Vanessa* ayant hébergé un *Sturmia* ou un *Blepharidea*. C'est la membrane péritrophique qui a continué d'être sécrétée même après l'évacuation du résidu alimentaire préparatoire à l'évasion, est demeurée adhérente à la chrysalide par son bout distal et s'est finalement rompue à son extrémité proximale. Nous avons vu le parasite y demeurer suspendu quelque temps, puis tomber sur le fond de la cage.

L'apparition soudaine de la sarcophagie est un phénomène biologique fort curieux. On ne peut guère dire qu'il tienne à une adaptation parasitique imparfaite, puisque jusque là, durant toute une période qui peut embrasser de longs mois, l'espèce s'est montrée aussi adaptée que celles qui se contentent de sang et de graisse. On ne voit pas davantage que ce régime soit commandé par l'insuffisance de l'autre, puisqu'il y a des espèces qui y demeurent fidèles jusqu'à la nymphose.

Quoiqu'il en soit, ce régime donne le signal d'un changement complet dans la marche du métabolisme et du développement. Alors que jusque là les aliments ingérés ne se présentaient dans l'intestin que sous la forme d'un contenu peu abondant, ne donnant lieu à l'évacuation d'aucun résidu excrémentitiel, ils y forment désormais un boudin volumineux incessamment renouvelé. De paresseux le ver est devenu grouillant. Sa croissance générale a pris une rapidité d'allure que n'aurait pu faire soupçonner la marche souvent très lente du développement aux stades antérieurs, et que l'on ne peut comparer qu'à celle d'un asticot.

Cette manière d'être toute nouvelle et surtout le fait que l'hôte est tué et exploité à l'état de cadavre caractérisent une phase d'existence qui se surajoute à la vie parasitique, bien plus qu'elle ne lui appartient. On conçoit en effet le parasitisme comme l'ensemble des rapports mutuels de deux êtres vivants dont l'un emprunte à l'autre ses matériaux de nutrition, mais non comme les rapports d'un organisme vivant et d'un cadavre.

Chapitre III.

Dégâts parasitiques directs et réactions défensives de l'hôte.

Conformément à l'idée qui vient d'être exprimée, nous ne considérerons point comme dégâts parasitiques ceux qui sont exercés pendant la période de sarcophagie, mais seulement ceux qui la précèdent. Ils ont été mentionnés en partie en indiquant les conditions de vie, en gros toutefois et macroscopiquement; il y a lieu d'y revenir pour compléter cet exposé, principalement au point de vue histologique, et pour étudier d'un peu près les réactions défensives qui répondent aux attaques du parasite.

A. Dégâts et réactions défensives dans le parasitisme intra-organique.

a. Cas du parasitisme intraganglionnaire.

Les centres nerveux sont d'une telle importance pour la vie de l'hôte, par suite pour celle du parasite lui-même; ces centres paraissent si gravement menacés du seul fait de leur invasion par un parasite dont la taille peut ne pas être inférieure à leur propre taille normale — ils ne peuvent le recevoir qu'en se tuméfiant fortement, v. fig. 20*t* —, qu'il y a un intérêt spécial à rechercher comment ils sont affectés et quel est le sort de leurs éléments anatomiques.

Rappelons d'abord quels sont ces éléments et quelle est leur physionomie à l'état normal, chez les chenilles.

En plus de la substance nerveuse comprenant les cellules ganglionnaires et les fibres, celles-ci surtout abondantes dans le neuropile (*Punktsubstanz* de Leydig), en plus d'un squelette trachéen et trachéolaire, tout le monde reconnaît dans les ganglions une substance de remplissage interposée aux cellules nerveuses et développée, sous le névrilème qui protège tout l'organe, en une couche périphérique. Cette substance est strictement névroglique pour Haller (04), simplement conjonctive, quoique dans des sens différents, pour d'autres entomotomistes, St Remy (90), Bauer (04), Schneider (02). Nous n'avons pas à opter entre ces opinions, dans un travail où le point de vue embryogénique est totalement négligé; tout en constatant avec Schneider que les recherches de Heymons semblent indiquer, pour

les formations en litige, une origine ectodermique, et par suite favoriser l'interprétation de HALLER, nous les désignerons par des termes à signification vague, appelant éléments conjonctivoïdes les cellules sous-jacentes au névrilème et éléments de soutien, éléments intercalaires ou profonds celles qui sont interposées aux cellules nerveuses.

Il serait inutile de s'étendre sur les éléments nerveux, bien connus dans leurs traits généraux et représentés dans les centres des larves métaboliques par des cellules très diverses de taille et de stade évolutif, mais faciles, en général, à identifier, au moins à partir d'une certaine époque. Nous ne nous arrêterons pas non plus aux cellules trachéolaires et aux trachéoles, après les remarques dont elles ont été l'objet au chapitre précédent, lorsqu'il a fallu assigner une raison d'être à la parasitation élective des centres nerveux. Il convient en tout cas de ne pas perdre de vue qu'elles représentent ensemble un facteur anatomique important et que les trachéoles seules semblent constituer la part quantitativement principale du neuropile.

Les éléments conjonctivoïdes et les éléments de soutien réclament quelques détails, soit parce qu'ils ne semblent pas avoir été l'objet de descriptions très précises, soit parce qu'ils sont particulièrement affectés par le parasitisme. Nos résultats se rapportent directement aux ganglions cérébroïdes.

Dans les cas où elle se présente le mieux à l'observation, la couche sous-névrilématique se montre formée de cellules fusiformes ou irrégulières, lâchement réunies et comprenant facilement des lacunes, à noyau médiocre, arrondi, assez chargé de chromatine. L'épaisseur générale de cette couche augmente à la naissance des connectifs et dans le sinus interganglionnaire, mais la structure n'y est pas modifiée. Dans un grand nombre de préparations d'ailleurs bonnes, les éléments sont très serrés et toute limite étant indistincte on dirait une zone syncytiale à noyaux épars.

Les éléments de soutien sont d'énormes cellules très distinctes des précédentes par tout un ensemble de caractères. Ils peuvent siéger à diverses profondeurs, mais il en existe de particulièrement faciles à retrouver entre les cellules conjonctivoïdes et les cellules ganglionnaires externes. Le corps cellulaire s'insinue entre les éléments nerveux en se moulant sur leurs contours, de manière à occuper un territoire d'une grande étendue. Les territoires de plusieurs cellules limitrophes se rejoignent et constituent ensemble le fond d'aspect continu où plongent les éléments nerveux et dans

lequel on ne peut distinguer de limites bien définies; pourtant une circonstance, qui constitue d'ailleurs un des traits remarquables de la cellule de soutien, permet de suivre quelquefois très loin ses prolongements intercellulaires, ce sont les granules de pigment qu'elle peut contenir.

On a plus d'une fois signalé des pigments dans les centres nerveux des insectes [BERGER (78), HALLER (04)]; mais jamais, comme le reconnaît HALLER, on n'a défini les éléments qui les portent. La chenille de *Chondrostega* est précisément une de celles dont les ganglions sont remarquables par la présence d'un pigment rouge-vineux par réflexion; à l'examen *in toto* on reconnaît aisément qu'il s'agit de granules bruns par transparence, siégeant au-dessous de la zone conjonctivoïde et étrangers aux cellules ganglionnaires. Sur les coupes, dans le cas d'individus favorables — il existe à cet égard de très grandes différences individuelles, ou peut-être d'état — on trouve que ces granules sont rigoureusement localisés dans les cellules de soutien. Ils y forment un dépôt corpusculaire souvent assez dense pour tenir lieu d'une coloration spécifique et permettre d'individualiser, au-delà du corps cellulaire principal, une bonne partie de ses prolongements, FIG. **54**.

Le noyau de ces immenses éléments présente lui-même de grandes dimensions et un contour fréquemment irrégulier. Sur les coupes qui entament le cerveau horizontalement, il est le plus souvent allongé parallèlement à la couche conjonctivoïde, assez régulier en dehors et sinueux-anguleux vers l'intérieur. Chez une chenille non déterminée de Géométride, nous en avons rencontré de laminaires, à la fois très étalés en surface et très réduits en épaisseur, qui mesuraient $104 \times 54 \times 6\mu$ et recouvraient une région considérable de la zone ganglionnaire. L'élément chromatique y est riche et presque régulièrement distribué en petites masses parfois sériées en cordons moniliformes. Il est assez vulnérable; fréquemment il se montre rétracté dans des coupes où les autres éléments sont bien conservés [1].

Les modifications dues au parasitisme ont été étudiées sur les coupes d'un cerveau de *Chondrostega* hébergeant trois larves de *Tach. V.* La cavité creusée autour de chacune de ces larves est limitée par les cellules conjonctivoïdes en dehors, par les cellules de soutien et les cellules ganglionnaires

[1] Parlant des éléments névrogliques, auxquels il rattacherait sans doute ceux-ci, HALLER fait observer que leurs noyaux sont toujours plus petits que ceux des plus petites cellules ganglionnaires. Cette assertion tient manifestement à l'insuffisance des matériaux étudiés. HENNEGUY et BINET (92) avaient déjà dit expressément qu'en même temps que des cellules conjonctives très petites, on en trouve d'autres, dans les ganglions des insectes, qui ont un noyau très volumineux.

en dedans. La FIG. 57 où nous reproduisons une partie de la paroi d'un de ces kystes — le contour du parasite est indiqué par un trait pointillé — laisse reconnaître les divers éléments anatomiques et permet de constater qu'ils sont très inégalement affectés.

Les cellules conjonctivoïdes sont gonflées et altérées dans leur structure : les limites cellulaires ne sont plus reconnaissables; le cytoplasme vacuolisé imite par places un parenchyme végétal, ou se condense au voisinage immédiat du parasite en une couche membraniforme irrégulière. Il y a des groupes de noyaux jeunes, réguliers, témoignant, semble-t-il, de récentes pullulations réactionnelles; mais la plupart sont hypertrophiés, irréguliers et chargés de condensations pycnotiques régressives. Cet état de choses se continue assez loin, en avant et en arrière du parasite.

Les cellules de soutien, très hypertrophiées, paraissent être le siège d'une réaction particulièrement intense. La masse cytoplasmique principale est toute persillée de petites vacuoles assez régulières et le noyau, devenu très grand, contient des condensations massives de chromatine. Mais ce qui est surtout digne de remarque, c'est que la réaction atteint des cellules éloignées des kystes et environnées de toutes parts de cellules ganglionnaires d'apparence normale, FIG. 56.

Les cellules ganglionnaires sont, en effet, celles qui maintiennent le mieux leur intégrité. Là où elles bordent directement la logette du parasite, elles se montrent à peu près aussi normales que plus profondément. Il y a de nombreuses destructions, sans doute, puisqu'à certains endroits la cavité atteint presque le neuropile; mais il semble que les éléments directement lésés périssent et soient résorbés rapidement sans que les autres se montrent notablement affectés. On y remarque même un mouvement de multiplication se traduisant çà et là par des cinèses qui n'ont rien d'irrégulier, FIG. 54, 55, et c'est un contraste frappant de voir de telles figures au voisinage de cellules de soutien en voie de réaction dégénérative. Nous avons compté plus de quinze figures de division dans les diverses coupes du cerveau dont il s'agit. Nous devons toutefois nous défendre de décider si elles sont le fait d'un mouvement réactionnel lancé par l'excitation parasitique, ou d'un mouvement normal qui serait simplement maintenu malgré cette excitation. Les mitoses ne font jamais défaut dans les ganglions normaux, seulement le nombre en est très variable avec l'âge et le stade évolutif de la chenille.

Un deuxième cerveau appartenant à une chenille indéterminée et logeant deux larves de *Gonia atra* ne nous a pas fourni de données aussi caractéris-

tiques. La coupe horizontale, reproduite FIG. 89, a néanmoins l'avantage de montrer les principaux rapports. Le pigment faisant défaut, les cellules de soutien ne sont pas identifiables, et une assez grande asymétrie, due principalement à une active multiplication des éléments jeunes, rend difficile l'interprétation histologique de certaines parties. Il paraît indubitable que les cellules ganglionnaires sont moins bien conservées, au voisinage des parasites, que dans le cas précédent. Les corps cytoplasmiques, plus profondément atteints, peuvent se fusionner et se vacuoliser, tandis que les noyaux, relativement plus résistants, se rapprochent en donnant lieu à des amas imitant des foyers de pullulation.

De toutes façons, un résultat général est à dégager, même dans ce cas un peu moins favorable, c'est que les destructions de cellules et les dégénérescences sont limitées au voisinage du parasite et que le mouvement de multiplication, caractéristique des jeunes cellules nerveuses chez les larves métaboliques (BAUER, 04), n'est pas arrêté, si même il n'est pas activé par la réaction défensive du ganglion infecté [1]. Cette réaction amène régulièrement la réintégration complète de l'organe, lorsque le parasite sort de son kyste. Nous n'avons pas surpris cette réintégration sur le fait, mais son existence n'est pas douteuse : très souvent, nous étant trouvé en présence de larves de *Tach. V.* qui devaient, vu leur taille, avoir abandonné quelqu'un des ganglions depuis plusieurs jours, nous avons exploré avec un soin scrupuleux toute la chaîne nerveuse et toujours trouvé tous les ganglions intacts.

En plus des centres, les nerfs eux-mêmes peuvent être envahis, FIG. 53, — l'existence d'un rameau latéral montre qu'il s'agit bien d'un nerf proprement dit, non d'un connectif —. Mais le fait, observé uniquement dans le parasitisme expérimental, paraît exceptionnel et nous manquons des données nécessaires pour en faire une étude histologique précise. Dans le cas reproduit, deux larves ayant pénétré en plein dans la substance fibrillaire, celle-ci semble s'être refermée derrière elles en reprenant sa structure habituelle.

b. Cas du parasitisme intra-intestinal.

Nous devons examiner un peu en détail comment se comporte le médi-intestin d'une chenille infectée par la larve de *Compsilura*.

---

[1] On doit probablement considérer comme un vaste foyer de pullulation la région peuplée de cellules petites et serrées qui s'étend à droite du kyste supérieur, dans la FIG. 89, et cela paraît bien entraîner l'existence d'une période de suractivité réactionnelle.

L'épithélium, qui seul, à peu près, nous intéresse, comprend, ainsi que l'a décrit FRENZEL (85) : 1° des *cellules cylindriques* ou ordinaires, à surface libre garnie d'un plateau cilié (que beaucoup préfèrent appeler *bordure en brosse* (TORNIER)]; des *cellules à mucus*, ou caliciformes, déjà remarquées par LEYDIG chez *Bombyx Neustria* et interprétées par lui comme glandes unicellulaires, idée très juste, au fond, malgré les critiques de détail formulées contre elle par FRENZEL [1]. Ce qu'on voit le mieux, dans celles-ci, ce n'est ni le noyau, d'ordinaire très petit, ni le protoplasme, à peine discernable entre les cellules ordinaires qui le compriment, mais la *thèque* (SCHULTZE, 67) ou réservoir sécrétoire, qui est la partie de beaucoup la plus développée [2]. Il faut joindre à ces deux sortes d'éléments des cellules jeunes, disséminées çà et là, appelées à donner par pullulation et différenciation de nouvelles cellules cylindriques et de nouvelles cellules caliciformes [3].

L'altération parasitique, peu sensible pendant la jeunesse de la larve du *Compsilura*, s'accentue avant sa IIe mue. Elle est toujours plus avancée aux environs immédiats du parasite, où les cellules ne tardent pas à être totalement détruites, mais elle s'irradie par voie centrifuge à partir de là, en s'affaiblissant toutefois, et finit le plus souvent par gagner tout l'intestin. Cette marche du mal permet, en explorant des régions de l'épithélium de plus en plus rapprochées du foyer de dévastation, d'en retrouver les étapes successives.

(1) Pour VERSON (05) les deux formes correspondraient simplement à deux stades évolutifs d'un même élément. C'est l'idée que DEEGENER (08) avait tout d'abord acceptée sous le nom d'*homomorphisme* de l'épithélium d'après la chenille de *Malacosoma castrensis*, mais qu'il rejette dans son nouveau travail sur celle de *Deilephila euphorbiæ* (09). DEEGENER a même jugé que le moment était venu de donner un nom spécial à ces deux sortes de cellules sécrétantes, et il appelle *sphérocyte* la cellule cylindrique, par allusion à l'état de boules sous lequel son produit est rejeté dans la lumière intestinale, et *calycocyte* la cellule caliciforme.

(2) FRENZEL applique aux chenilles le terme introduit par SCHULTZE à propos des vertébrés, bien que les cavités sécrétrices dont il s'agit ne soient pas très semblables dans les deux types. Chez les insectes, c'est une cavité ovalaire, à fond souvent relevé, remarquable par la présence d'une bordure périphérique radiée dont les éléments deviennent souvent indistincts, comme s'ils étaient noyés dans le produit de sécrétion, et qui a de la tendance à se déprendre comme un tout en se contractant. Cette bordure peut être de hauteur variable sur divers points du pourtour et circonscrire un lumen irrégulier, FIG. 60, *th.* DEEGENER (09) considère la cavité comme une vacuole et les filaments radiaires de sa bordure périphérique comme des « Sarcolinen » y faisant saillie (l'auteur emploie la terminologie cytologique de K. SCHNEIDER).

(3) Il s'agit de groupes d'éléments jeunes que FRENZEL a considérés comme des *cryptes*, c'est-à-dire comme des sortes de glandes intestinales. BALBIANI (90) a critiqué avec raison cette manière de voir et montré que chez le *Cryptops* ce sont des cellules de remplacement. Nos observations sur les chenilles sont en parfait accord avec l'idée de BALBIANI, comme, d'ailleurs, avec la théorie classique de la régénération épithéliale.

Comme dans le cas des centres nerveux, il s'agit d'une lutte entre l'irritation pathogène due au parasite et la réaction défensive de l'organisme; mais ici c'est la première qui, à un moment donné, prend fatalement le dessus, les cellules épithéliales finissant par être mortifiées et désagrégées.

La première réponse de l'organisme, quand l'attaque est encore faible, mais suffisante néanmoins pour amener la fatigue et le vieillissement prématuré des éléments épithéliaux, est un effort de réparation tendant à les remplacer. La FIG. **58**, relative comme les trois suivantes à une chenille d'*Acronycta aceris*, et prise dans une région où les cellules épithéliales sont basses et larges, correspond à ces conditions. Le vieillissement s'y révèle, entre autres symptômes, par la chute de la bordure ciliée. Or, on voit des cellules jeunes déjà disposées en assise continue, qui sont animées d'un mouvement de croissance vers la surface libre de l'épithélium et qui repoussent les éléments affaiblis. Le mouvement de croissance est nettement indiqué par la forme du corps cytoplasmique, beaucoup plus développé en avant du noyau qu'en arrière.

Les cellules de remplacement ne se juxtaposent pas toujours en assise continue, elles peuvent se montrer entassées les unes au-dessus des autres *dans le cytoplasme même d'une grande cellule cylindrique*. Cette circonstance est, semble-t-il, un indice du fléchissement prochain de la lutte et néanmoins on peut la remarquer dans des régions où les altérations morphologiques et même physiologiques de l'épithélium ne sont pas très frappantes. La FIG. **59**, qui en fournit un exemple (milieu de la figure), est empruntée à une région où les cellules sont hautes, munies d'une grande bordure ciliée [1] et offrent un ensemble de caractères correspondant, d'après les recherches de DEEGENER (09), au repos des cellules cylindriques (noyaux auréolés, absence de boules granuleuses à l'extérieur) et à l'activité des cellules caliciformes (présence de boules de sécrétion hyalines entre les cils de la bordure).

A un stade plus avancé, les noyaux des cellules cylindriques se montrent profondément atteints dans leur structure : la chromatine y prend un aspect de précipité particulier à beaucoup de noyaux en dégénérescence. Un mouvement d'ascension continue les rapproche de la surface et finalement ils deviennent libres dans la cavité intestinale, FIG. **60**.

[1] Les corpuscules basaux sont d'une grande netteté sur les préparations colorées à l'hématoxyline ferrique; ils se prolongent intérieurement en bâtonnets irréguliers dont l'aspect est médiocrement rendu sur notre dessin.

La réaction défensive par rénovation existe même à ce stade, mais les cellules néo-formées subissent, durant leur ascension, le sort des anciennes et dégénèrent avant même d'avoir atteint leurs caractères définitifs de forme et de structure. Les corps cytoplasmiques, une fois les noyaux expulsés, se vacuolisent successivement et se désagrègent. La paroi intestinale préparée *in toto* ne montre bientôt que les éléments musculaires, les nerfs et les trachées. Les matériaux de désagrégation forment un magma où les noyaux conservent quelque temps leur forme avant de perdre leur membrane, FIG. **61**, et qui est peut-être directement utilisé par le parasite.

A l'égard de ces noyaux libres, il n'est pas inutile de faire remarquer qu'ils ressemblent parfois beaucoup aux *boules de sécrétion* que les cellules cylindriques rejettent normalement durant leur période d'activité sécrétrice et il faut reconnaître que nos FIG. **60**, **61** rappellent de très près certaines figures de DEEGENER, telles que 4*c*, 5, où les boules granuleuses représentent des » Sekretkugeln «. Cependant une comparaison attentive avec les noyaux *in situ* permet de reconnaître leur véritable nature. Le processus pathologique dont il s'agit ne prouve d'ailleurs rien contre le processus normal [1].

Les phénomènes dégénératifs sont trop variables de leur nature et nos observations ont été trop isolées pour que nous puissions considérer le processus décrit comme un schéma général et complet. Sans parler même des différences que l'on ne peut guère manquer de trouver en examinant d'autres hôtes du parasite, nous mentionnerons à titre d'exemple une particularité observée chez l'*Acronycta* lui-même. La chenille était encore vivante, mais

[1] En rappelant qu'une expulsion de noyaux a été vue par VAN GEHUCHTEN, RUSS, VOINOV, METALNIKOW, DEEGENER reconnaît que dans une sécrétion très active une partie de la charpente cytoplasmique peut être entraînée avec le produit expulsé, la cellule étant comme décapitée. Plusieurs des cellules de la FIG. **60** feraient aisément songer à une telle décapitation. Il n'est pas impossible que les deux phénomènes de l'expulsion physiologique des boules de sécrétion et de la perte dégénérative du noyau se succèdent avec une telle rapidité qu'ils paraissent coexister, çà et là.

Il convient de remarquer d'ailleurs que la dégénérescence des cellules cylindriques est immédiatement précédée d'une période d'hyperactivité sécrétoire. Si l'on tient compte du résultat général établi par les recherches approfondies de DEEGENER que ces éléments hypersécrètent précisément lorsque l'animal est en état de jeûne ou même lorsqu'il ne doit plus manger, comme avant la pupation, on ne saurait être bien surpris que l'aspect de l'épithélium, au stade ici étudié, soit pour un temps celui d'un épithélium de chenille affamée.

L'état des cellules de remplacement montre quelle sera l'issue des phénomènes. Elles se voient, FIG. **60**, sous la forme de cellules encore complètes (*cr*), de cellules déjà partiellement diffluentes (*cr'*), ou de noyaux hypertrophiés devenus libres dans la masse indivise de cytoplasme provenant de la fusion des vieilles cellules, et en voie d'ascension vers la surface libre.

visiblement malade. A la dissection, nous avons trouvé une grosse larve III de *Compsilura* et l'épithélium intestinal s'est montré tout persillé de points d'un rouge groseille vif. L'observation microscopique a montré que ces points n'étaient autres que les noyaux. Nous n'avons pu recueillir d'autres données sur cette singulière altération.

c. Cas du parasitisme intratesticulaire.

La castration indirecte, survenant en l'absence de toute atteinte mécanique de la part du parasite, constitue une question particulièrement célèbre, que nous aurons à examiner à part, dans le mémoire suivant. Ici nous dirons quelques mots de la seule castration dite directe, ou des dégâts que l'on peut observer dans les organes génitaux de l'hôte, lorsque le parasite s'y établit. Nous prendrons pour base un testicule de chenille de *Vanessa* hébergeant une larve de *Sturmia*.

L'organe est presque totalement détruit. La FIG. 63 en reproduit le fragment le plus considérable et le mieux conservé. Le parasite, dont le contour est indiqué par un trait pointillé, est situé superficiellement et plonge dans une substance probablement liquide, granuleuse et très vacuoleuse, où flottent des noyaux cellulaires devenus libres, quelques cellules encore complètes et deux cystes spermatocytiques assez bien conservés. Les noyaux libres sont de taille gigantesque, de forme irrégulière et de structure granuleuse; ils fixent avec une intensité très marquée les colorants ordinaires de la chromatine. Les cellules extra-cystiques sont très gonflées et creusées de grandes vacuoles. Les cystes contiennent des spermatocytes I en voie d'accroissement. On pourrait sans doute y relever quelques anomalies, quelques dégénérescences et une grande inégalité dans la taille des cellules, symptômes qui témoignent d'un état général de souffrance; pourtant la structure est d'un type très normal, dans le noyau comme dans le cytoplasme.

De l'ensemble de ces circonstances, et notamment du fait qu'il existe des éléments encore normaux au voisinage immédiat du parasite, alors que d'autres, situés plus loin par rapport à lui, sont incomparablement plus altérés, il résulte qu'on doit admettre, à côté d'une action nuisible directe, responsable sans doute de la destruction d'une bonne partie de l'organe, une action indirecte affectant plus ou moins les cellules, suivant leur altérabilité spécifique ou d'état. La castration parasitaire dite *directe* présente au moins partiellement les caractères de la castration *indirecte*.

La FIG. 62, qui reproduit sous un plus fort grossissement deux des grands éléments extra-cystiques, permet d'ajouter quelques remarques.

C'est d'abord que la nature de ces éléments demeure assez douteuse, en raison de leur forme et du manque d'intermédiaires permettant de les rattacher à un type normal. Il semble néanmoins que les cellules sexuelles dégénèrent sans s'hypertrophier ni se vacuoliser à ce degré, et que dès lors celles-ci ne peuvent guère que représenter des cellules d'enveloppe ou des cellules de cyste à prolongements résorbés, fortement tuméfiées. C'est aussi la conclusion qui paraît la plus probable si on tient compte de ce que nous verrons avoir lieu dans la castration parasitaire indirecte.

Puis ce sont des particularités structurales qui semblent indiquer un état de violente réaction, précurseur de la cytolyse prochaine et de la mise en liberté du noyau. La membrane est épaisse mais peu dense. Les cordons cytoplasmiques sont granuleux et les vacuoles très grandes Le noyau est repoussé excentriquement, de contour irrégulier, à réseau chromatique encore reconnaissable mais résous en granules. Le nucléole, fortement tuméfié comme l'ensemble des autres parties cellulaires, se montre sous la forme d'une boule pâle, très finement granuleuse, qui repousse autour d'elle le réseau chromatique. L'excentricité du noyau est une circonstance analogue, au fond, à celle qui s'observe dans une cellule nerveuse en chromolyse. Elle n'indiquerait par elle-même qu'un état de violente réaction répondant à une influence morbide, mais l'existence de gros noyaux libres, au voisinage des cellules dont il s'agit, montre qu'elle est ici une étape de la dégénérescence.

d. Cas du parasitisme intramusculaire.

L'introduction du parasite dans une fibre musculaire comporte tout d'abord une destruction locale de structure, due en partie à l'action mécanique du croc buccal, et en partie à un simple foulage par le corps du parasite. Il en résulte une irritation d'autant plus susceptible de s'irradier que sa transmission n'est qu'un simple passage de partie à partie dans un même élément anatomique. Aussi, même en excluant la myophagie en tant que raison d'être principale de l'invasion, on ne peut que s'attendre à voir la fibre tout entière entrer en réaction et dégénérer. La réaction, toutefois, n'a pas un caractère défensif aussi prononcé que dans les organes précédemment examinés et se termine fatalement par l'histolyse.

Histolyse pouvant être assez lente. La FIG. 86 montre un fragment de fibre cutanée de *Vanessa* encore conservé dans sa région proximale, tandis qu'il est forment tuméfié et en voie de désagrégation dans sa région distale, où se voit la coupe d'une larve de *Sturmia*. Une zone assez étroite de transition sépare les deux régions.

Les noyaux d'une même fibre manifestent une résistibilité très inégale. Les plus jeunes, de forme arrondie, de taille petite ou moyenne et à chromatine réticulaire, maintiennent encore leur intégrité quand d'autres plus âgés, qui dans la fibre normale étaient allongés et à chromatine morcelée, sont fortement malades. Mais de toutes manières l'altération, quand elle survient, semble débuter par une tuméfaction générale très prononcée et par le morcellement de l'élément chromatique. Le contour devient irrégulier et souvent, sinon toujours, il survient des divisions directes. Le phénomène peut être saisi sur le fait sur des préparations fraîches, et dans les coupes on trouve fréquemment de véritables nids de noyaux qui ne semblent pas pouvoir s'expliquer par de simples accumulations des noyaux préexistants. A un stade plus avancé, la membrane cède et le contenu granuleux se répand dans le magma général.

L'altération de la substance contractile semble débuter par la disparition de la striation transversale. On la voit dans un grand nombre de fibres, telles que celle reproduite FIG. 64, former des bandes fibrillaires qui courent entre les séries de noyaux, et conservent quelque temps une colorabilité spéciale, puis se désagrègent graduellement en perdant toute trace de structure régulière. Le produit de la désagrégation constitue à frais un liquide mobile, où flottent, avec les noyaux qui maintiennent quelque temps encore leur forme, des grumeaux ou des lames irrégulières de matière plus condensée. Tout cet ensemble paraît être absorbé peu à peu, mais très lentement, par le parasite. La FIG. 87 reproduit une fibre de *Spintherops*, réduite à l'état de sac par une larve déjà âgée de *Cyrtophlebia ruricola*, où l'on retrouve encore un reste de substance granuleuse et des noyaux libres.

La dégénérescence n'est pas toujours limitée à la fibre musculaire directement envahie; elle peut en atteindre d'autres, au voisinage. Cela a lieu, à ce qu'il semble, lorsque, par suite de la tuméfaction occasionnée par le parasite, ces fibres se trouvent soumises à une compression continue.

e. Autres cas de parasitisme intra-organique.

Bien que nous n'ayons, relativement au séjour du parasite dans les glandes séricigènes des chenilles, qu'une observation isolée, elle suffit pour

laisser entrevoir, ici encore, une destruction locale de substance vivante et une réaction défensive peu marquée, fléchissant rapidement et faisant place à la dégénérescence complète des éléments glandulaires.

Une coupe du parasite *in situ*, FIG. 84, le montre rampant dans le lumen de la glande, ou plutôt s'insinuant dans l'épaisseur même de la paroi sécrétrice, entre le contenu soyeux et la région basale des cellules, où sont refoulés les noyaux. Il s'agit de la région proximale du tube sericigène, où, à l'état normal, les noyaux ne présentent pas encore le découpage en ramures capricieuses caractéristique de la portion distale plus ancienne. Ils présentent des aspects divers suivant la phase de la réaction dont ils sont le siège. On en trouve çà et là de jeunes, d'où l'on peut conclure qu'au moins au début le caractère défensif de la réaction peut se manifester par des divisions probablement directes. Quelques-uns sont hypertrophiés, mais à contour encore régulier, et d'autres, à mesure que la désagrégation finale s'approche, se tuméfient de plus en plus, deviennent irréguliers et leur chromatine prend un aspect de précipité granuleux.

Les phénomènes observés dans les lobes adipeux paraissent être surtout passifs. L'organe est formé de cellules de très grandes dimensions disposées en une assise unique, où les noyaux sont généralement rapprochés tantôt d'une surface, tantôt de l'autre. Le parasite dédouble mécaniquement cette lame épaisse en deux pellicules qui se soulèvent autour de lui, FIG. 88, et se distendent en dégénérant lentement de dedans en dehors, à mesure qu'il grossit. Nous n'avons pas pu constater que la destruction des éléments directement lésés provoque, du moins pendant les premiers temps, la dégénérescence d'éléments éloignés : la structure demeure longtemps normale autour de l'intumescence déterminée par le parasite. On a affaire ici à des cellules parfaitement équivalentes, associées en un tout très comparable, au point de vue des phénomènes nutritifs, à une simple colonie où leur solidarité réciproque est à peine saisissable.

B. Phénomènes réactionnels qui se produisent lors du percement des soupiraux; gaînes de fixation.

a. Gaîne cutanée primaire.

Il a été dit dans le chapitre précédent que la gaîne développée autour du parasite, dans les cas où il se fixe contre un soupirail, est le résultat

d'une réaction pathologique de l'épithélium chitinogène, sa structure pouvant toutefois se compliquer par l'adjonction de parties étrangères de nature variée. Nous chercherons ici à justifier objectivement cette assertion et à la préciser par l'étude histologique. Il ne sera question directement que des gaînes cutanées.

Soit tout d'abord la gaîne I^e développée chez la chenille de *Cucullia Verbasci* L. autour du *Winthemyia*, telle qu'on l'observe lorsque celui-ci est déjà au IIIe stade. Les choses s'y présentent sous leur aspect le plus fréquent, sinon le plus facile à interpréter. Le fragment de coupe dessiné FIG. 65 à un faible grossissement montre, en avant de la coque de l'œuf de *Winthemyia* demeurée vide, le trou d'entrée devenu le soupirail et la partie proximale de la gaîne, qui pénètre profondément au milieu du corps adipeux. Bien que cette figure, destinée avant tout à donner une idée des rapports généraux, soit peu favorable à l'identification des structures histologiques, on peut déjà y constater :

1° Que la cuticule tégumentaire se continue dans la gaîne sous la forme d'une couche interne chitineuse très irrégulière, pouvant devenir spongieuse, ayant fortement retenu le colorant (hémat. Heid.) comme fait en général la chitine pathologique ;

2° Que l'épithélium tégumentaire passe sans discontinuité à une formation d'aspect conjonctivoïde sous-jacente à la chitine, qui devient rapidement très épaisse et constitue, à peu de distance du trou d'entrée, le facteur le plus important de la gaîne ;

3° Qu'il peut exister une véritable compénétration entre cette couche et le corps adipeux, des îlots de cellules adipeuses se montrant çà et là enclavés en pleine couche conjonctivoïde.

Étudiée aux grossissements convenables, cette dernière couche se montre formée de cellules assez polymorphes, simplement polyédriques, allongées ou pluripolaires, souvent difficiles à individualiser, bien que pourvues d'un corps cytoplasmique assez grand, fibrillo-réticulé. Les noyaux, en dehors des cas de dégénérescence, sont arrondis et réguliers, à chromatine comme granuleuse. Des lacunes plus ou moins considérables sont souvent interposées aux cellules, surtout dans les parties éloignées de la chitine.

A prendre ces caractères en eux-mêmes et si on ne tenait compte que des parties distales de la gaîne, rien n'empêcherait de voir dans la couche qui nous occupe un manteau de phagocytes, et par conséquent d'interpréter

la gaîne tout entière comme une production strictement inflammatoire. Cette idée cadre assez difficilement avec les données fournies par l'étude de la région proximale, FIG. 66. On voit ici que les cellules épithéliales s'allongent notablement et se divisent, à partir des bords du soupirail, en deux faisceaux, ou plus exactement en deux feuillets cellulaires, l'un immédiatement sous-jacent à la chitine pathologique, l'autre libre. Or ces deux feuillets se réunissent bientôt après, comme on peut le reconnaître, FIG. 65, et leurs éléments constitutifs prennent par degrés insensibles tous les caractères de ceux de la couche conjonctivoïde. Sans doute il faut faire ici une part aux détails purement accidentels, mais le fait fondamental d'une modification graduelle des cellules épithéliales en éléments d'apparence conjonctivoïde ne semble guère être douteux. Il entraîne comme une conséquence forcée que la couche sous-chitineuse de la gaîne de fixation n'est pas d'origine mésodermique, mais d'origine ectodermique; qu'au lieu d'être le résultat d'une inflammation proprement dite elle est simplement due à une pullulation désordonnée des cellules cutanées. Si on voulait lui chercher un analogue, dans l'anatomo-pathologie des vertébrés, c'est d'épithélioma qu'il faudrait parler [1].

Cette couche désordonnée, dérivée d'un épithélium chitinogène, chitinise d'une façon désordonnée par sa surface morphologiquement externe, et c'est là l'origine de la couche cuticulaire essentiellement irrégulière qui constitue la garniture interne de la gaîne. Son brunissement inégal et par places suppose, de la part des cellules chitinogènes, une sécrétion irrégulière d'oxydases qui est une autre manifestation de leur état morbide. Ce brunissement s'observe même dans la cuticule tégumentaire, au voisinage du trou d'entrée, dans le rayon où s'étend l'irritation due à la morsure du parasite, FIG. 66.

Comme dans les néoplasmes en général, on observe dans celui dont il s'agit ici des nécroses locales, particulièrement fréquentes dans les régions où il y a plus de compression. Les débris des éléments dégénérés se résorbent petit à petit ou tendent à être expulsés par la surface morphologiquement externe; si bien qu'il n'est pas rare de voir des noyaux encore bien reconnaissables enrobés dans les couches de chitine de nouvelle formation. D'autre part, les cellules néoplasiques peuvent pulluler dans les interstices

[1] Les faits, néanmoins, ne sont pas d'une évidence contraignante. Les éléments de la couche conjonctivoïde ne portant en eux-mêmes aucun caractère qui dénonce leur provenance, il faut reconnaître qu'on n'a souvent pas plus de raisons d'en faire un néoplasme qu'un amas inflammatoire d'amibocytes.

des organes voisins ou autour d'eux, en les englobant plus ou moins complètement. Le cas est fréquent pour les lobes adipeux et se présente également pour les trachées, les muscles. La FIG. **67** montre un enrobage de cellules adipeuses, bien reconnaissables aux larges poches mal délimitées, laissées par le départ de la graisse, et surtout aux gros grains de réserves protéiques imitant des grains d'amidon qui sont encore identiques à ceux des cellules normales. Inutile d'ajouter que ces diverses parties accidentellement englobées sont bientôt mortifiées et que leurs débris s'ajoutent à ceux des parties englobantes, lorsque celles-ci entrent en régression, en augmentant la complexité de l'ensemble.

De ces faits, que l'on peut considérer comme les plus typiques, il se dégage cette idée générale que la gaîne n'est, au fond, que le résultat d'une croissance vers l'intérieur des bords du soupirail, une véritable invagination cutanée, dans laquelle surviennent des dégénérescences plus ou moins marquées et plus ou moins généralisées, suivant l'âge et la région.

L'étude des cas particuliers oblige d'ajouter que le caractère pathologique ne s'exprime pas toujours par une pullulation désordonnée et en monceau des cellules chitinogènes. La FIG. **68**, qui reproduit en coupe longitudinale un fragment de la gaîne formée chez la larve de *Nematus ribesii* SCOP. (Tenthrédinée), autour de *Ptychomyia selecta*, montre ces cellules formant une assise simple, dont l'aspect ne diffère pas beaucoup de l'assise tégumentaire. L'état pathologique se manifeste principalement par une hyperactivité chitinogène, par la structure anormale et la teinte bariolée de la chitine. Celle-ci forme une couche très épaisse — incomplètement reproduite sur le dessin — et très hétérogène : les parties plus récentes, qui viennent immédiatement au-dessous des cellules, sont pâles, mais incluent comme des injections locales de substance sombre, de toute forme et de toute grandeur; les plus anciennes sont d'aspect corné, jaunes ou brunes et montrent une tendance au craquelage qui semble supposer la préexistence d'un réseau de sutures moins résistantes.

La FIG. **69** montre la même couche chitinogène à un stade plus avancé, lorsque survient la dégénérescence. Les cellules sont vacuoleuses et les noyaux, irréguliers et très colorables, mais à structure indistincte, ne se distinguent que comme des taches anguleuses ou étoilées.

La gaîne formée autour de *Ech. fera* chez les chenilles de Noctuelles présente, au moins au début, lorsque le parasite vient de pénétrer, un état de simplicité comparable à celui qui vient d'être examiné. Ce n'est alors, à

proprement parler, qu'une soulevure de l'épithélium cutané, FIG. 83. Les complications qui surviennent ultérieurement n'ont pas été étudiées dans le cas de parasitisme spontané. Dans celui de parasitisme provoqué (chenilles de *Mamestra*, *Agrotis*, ...), la couche épithéliale demeure simple jusqu'au moment où elle entre en dégénérescence; mais elle est disloquée par places par des phagocytes qui viennent s'accumuler en un épais manteau entre elle et la couche chitineuse, FIG. 70, 85. Nous reviendrons un peu plus loin sur cette particularité.

b. Gaîne cutanée secondaire.

Il est intéressant de rechercher si la gaîne formée autour du parasite quand il perfore de l'intérieur et tend à repousser vers le dehors les bords de la plaie, a bien la même constitution fondamentale que quand la manœuvre est exécutée du dehors et pousse en dedans. Nous examinerons à ce point de vue les divers types de gaîne secondaire, en commençant par celle qui se développe chez les chenilles.

1. La FIG. 71 reproduit sous un faible grossissement une larve secondaire de *Cyrtophlebia ruricola*, parasite de la chenille de *Spintherops spectrum*, fixée *in situ* très peu de temps après la perforation du soupirail. Cette vue d'ensemble permet de constater que les bords de l'excavation cuticulaire, au fond de laquelle se trouve l'orifice de prise d'air, se prolongent au-dessus du parasite en l'entourant d'une mince couche membraniforme continue. L'épithélium d'autre part se réfléchit contre cette pellicule et en tapisse, au moins sur une certaine étendue, la face qui regarde la cavité générale de l'hôte.

A un grossissement convenable, on reconnaît d'abord que la pellicule chitineuse est doublée intérieurement, dans la région proximale, de la dépouille abandonnée par le parasite lors de sa première mue. Circonstance tout individuelle peut-être, mais qu'il est bon de relever, non seulement parce qu'elle explique l'aspect hétérogène de la couche, mais aussi parce qu'elle confirme une idée émise au chapitre précédent au sujet du mécanisme de la perforation secondaire; on ne peut mettre en doute l'intervention directe des denticules péristigmatiques, quand on les trouve engagés en plein dans la substance cuticulaire de la chenille, comme le montre la FIG. 73, où l'on a reproduit sous un plus fort grossissement la région α de la FIG. 71.

On se rend compte aussi que la partie jeune de la chitine tégumentaire, celle qui vient immédiatement au-dessous des cellules épithéliales, se réflé-

chit sans montrer ni discontinuité, ni modification structurale apparente, pour devenir la couche interne de la gaîne. Cette couche, que l'on peut suivre sur tout le pourtour du parasite, constitue généralement la partie principale en épaisseur, et sur certains points la totalité de la gaîne.

L'allure de l'épithélium n'est pas aussi uniforme. Cette couche cellulaire se réfléchit comme la partie chitineuse, à la base de la gaîne, mais bientôt elle change brusquement d'aspect et paraît se désagréger en cellules de taille petite, de forme allongée, qui forment d'abord plusieurs assises irrégulières, mais deviennent ensuite de plus en plus rares à mesure qu'on s'éloigne de la région proximale, finissant même par manquer tout à fait par places. Çà et là s'observent quelques cellules de forme anguleuse ou arrondie, isolées ou groupées en petits amas peu serrés, que l'on pourrait interpréter avec une égale vraisemblance comme des cellules néoplasiques disloquées et plus ou moins séparées de la masse principale, ou comme des phagocytes affluant vers la formation pathologique. La FIG. **72**, où l'on a reproduit la région β de la FIG. **71** donne une idée de la dislocation de l'épithélium. La FIG. **74**, relative à la région γ, montre que les cellules peuvent disparaître complètement, la couche chitineuse conservant même alors une épaisseur très comparable à celle de la région proximale.

Cet état de choses s'explique le mieux en attribuant l'élaboration de la chitine aux cellules d'aspect ordinaire qui forment, à la base de la gaîne, la partie réfléchie de l'épithélium cutané. Ces cellules répondraient à l'irritation due au parasite par une hyperactivité fonctionnelle prononcée, et l'excès de chitine, au lieu de se solidifier sur place en une cuticule ordinaire, s'écoulerait comme une sorte de vernis à la surface du parasite, non sans entraîner en nombre plus ou moins considérable les éléments néoplasiques qui prennent naissance aux bords de la plaie; ces éléments pourraient d'ailleurs chitiniser aussi pour leur propre compte. Le processus ne serait pas sans analogie, comme on le voit, avec la formation des *membranes péritrophiques*. Il faut bien convenir d'ailleurs que des cellules hautes, à cytoplasme abondant et à structure glandulaire, comme sont les cellules épithéliales normales, paraissent mieux appropriées à une élaboration sécrétrice active que des cellules jeunes, petites, à cytoplasme clair.

2. Au premier aspect, il semble difficile de ramener à l'un des types décrits la gaîne IIe formée chez la larve de *Crioceris asparagi* (Coléopt.) autour de *Meigenia floralis*, FIG. **75**. Elle rappelle la gaîne I^e^ de *Wynthe-*

myia par son fusionnement graduel avec le corps adipeux environnant, mais s'en éloigne par l'absence d'une formation cellulaire d'aspect conjonctivoïde. De la gaîne IIe de *Cyrtophlebia*, elle s'éloigne par une beaucoup plus grande complexité apparente et une moindre distinction de ses parties constitutives.

Remarquons avant d'aller plus loin qu'il s'agit d'une gaîne âgée, le parasite étant déjà parvenu à son stade III. Il a perforé au stade I, car la dépouille rejetée dans la I^e mue s'aperçoit en de_1, sous la forme d'une cuticule chiffonnée. Celle qui correspond à la IIe mue occupe l'intérieur même de la gaîne, en de_2. L'une et l'autre peuvent être identifiées avec certitude grâce à leurs petits accidents cornés très caractéristiques. Au moment où l'ensemble a été fixé, le parasite, beaucoup plus large que la partie représentée de la gaîne, était situé en avant de la dernière dépouille.

Un examen de détail permet les constatations suivantes. 1° Les parties jeunes de la cuticule tégumentaire se réfléchissent comme dans tous les cas précédemment étudiés, mais il semble qu'à partir d'un certain niveau elles se soient transformées graduellement en une sorte de coulée ou d'infiltration chitineuse qui se délamine, la partie la plus importante formant le revêtement interne de la gaîne, tandis que d'autres parties, sous forme de traînées mal arrêtées sur les bords, s'en écartent pour se perdre entre les organes voisins. 2° L'épithélium cutané se réfléchit aussi à la base de la gaîne, mais cesse bientôt de pouvoir être suivi, les quelques cellules néoplasiques qui lui font suite ne se propageant pas très loin sous la partie chitineuse. 3° Tout ce qu'on peut considérer comme faisant partie de la gaîne, en plus des coulées chitineuses mentionnées, est représenté par des lobes adipeux foulés et en régression, englobant souvent d'autres parties de nature variée : trachées, muscles, tubes de Malpighi, ceux-ci tranchant vivement sur tout le reste en raison de leurs sphérules brun sombre. La substance chitineuse — ou dérivée de la chitine — constitue un ciment d'union entre ces débris et se montre toute persillée de cavités occupées par les diverses réserves des cellules adipeuses. Elle n'acquiert pas une consistance comparable à celle de la chitine pathologique des gaînes I^res et se dissout presque intégralement ou du moins se désagrége dans la potasse à froid, à l'exception de la partie proximale, qui résiste.

Les différences par rapport à la gaîne de *Cyrtophlebia* sont réelles, mais au fond d'ordre très secondaire. Ici encore nous avons, comme constitutif principal, une coulée de substance chitineuse ou dérivée de la chitine,

dont il faut voir la source dans la partie réfléchie de l'épithélium cutané. Les différences qui surviennent semblent tenir aux conditions où se trouve le parasite, pendant l'opération du forage. La larve de *Meigenia* n'est pas libre, parmi les viscères, comme celle de *Cyrtophlebia*, elle est nichée dans un lobe adipeux et la coulée de chitine modifiée s'infiltre entre les débris de ce lobe détruit en constituant au parasite un revêtement plus hétérogène et d'épaisseur plus inégale. Quant aux cellules néoplasiques, il semble que leur migration le long des coulées chitineuses soit empêchée surtout mécaniquement, par la présence des débris des cellules adipeuses.

Comment faut-il comprendre l'englobement en pleine formation pathologique de la dépouille de_1? La traînée obscure qui passe en dehors de cette dépouille doit être considérée comme le premier début de la gaîne. Il semble d'autre part que, la mue effectuée, le parasite ait happé un nouveau lobe adipeux et se soit en quelque sorte revêtu de ses débris en les repoussant d'avant en arrière jusqu'à l'intérieur de la gaîne en formation, qui a dû par là être repoussée en dehors. Une nouvelle coulée de substance survenant, la garniture interne de la gaîne définitive aurait pris naissance à ses dépens et aux dépens des restes dégénérés qui se trouvaient ainsi interposés entre l'ancienne dépouille et le parasite.

3. Les gaînes secondaires formées chez les insectes adultes ne sont pas d'un type essentiellement différent.

Celle qui se développe chez les forficules autour de *Ceromasia rufipes* est complète, au moins durant tout un temps, comme celle de *Cyrtophlebia*. La FIG. **76** en reproduit, à un faible grossissement et d'après une coupe axiale, la région proximale. On y distingue une couche chitineuse interne relativement épaisse, d'apparence lamellaire, et une couche conjonctivoïde apposée, qui est inégale, assez développée à la base où elle englobe des parties étrangères *m* (muscles?), mais devient de plus en plus mince à mesure qu'on avance distalement.

Les FIG. **77** et **78** montrent à un grossissement moyen deux régions correspondant à peu près au 1er et au 3e quart de la figure précédente. Dans la première les cellules néoplasiques forment un amas irrégulier d'apparence conjonctivoïde, dans la seconde elles s'étalent sur un seul plan et ont de la tendance à s'allonger. La couche cuticulaire est comme feuilletée.

La gaîne formée chez les phasmes autour de *Thrixion* est remarquable par sa réduction en longueur : elle ne forme guère qu'une sorte de collerette

autour de l'arrière-train du parasite, ainsi que nous avons eu l'occasion de le décrire (98). Mais à cette différence près on y retrouve les deux facteurs ordinaires, couche chitinogène et couche chitineuse, la première étant constituée par un amas néoplasique dérivé de l'épithélium cutané.

Le matériel dont nous avons disposé ne s'est pas prêté à l'étude par coupes de la gaîne secondaire trachéenne; mais toutes les données de l'observation *in toto* font supposer la plus grande ressemblance avec les gaînes cutanées.

c. Intervention des cellules migratrices dans la constitution de la gaîne.

Nous ne saurions trop insister sur ce fait que l'origine de la couche conjonctivoïde apposée extérieurement à la couche chitineuse demeure le plus souvent obscure, sans qu'on puisse décider s'il faut la considérer comme une formation néoplasique et épithéliale, ou comme un amas inflammatoire au sens strict, par suite amibocytaire. On rencontre néanmoins des cas où l'indécision est à peu près levée en faveur d'une immigration d'amibocytes. Tel est celui auquel se rapportent les FIG. **70** et **85**. Il s'agit d'une gaîne I^e^ formée chez une chenille de Noctuelle autour de *Echin. fera*. L'invasion a été provoquée expérimentalement, mais cette circonstance ne semble pas avoir ici une grande importance restrictive, étant donné surtout que le parasite est très polyphage et infeste le plus souvent des Noctuelles.

La FIG. **85** donne une idée des rapports généraux. On y reconnaît que le parasite s'est introduit en rampant sous les strates cuticulaires anciennes, tout à fait comme le montre la coupe longitudinale, FIG. **83**, et que l'épithélium, avec les strates jeunes, forme poche au-dessous de lui. Cette poche est absolument continue et très sûrement identifiable même à faible grossissement. Les éléments épithéliaux n'y montrent aucune tendance ni à se modifier, ni à pulluler du côté interne, où ils sont immédiatement recouverts d'une couche de chitine jeune. Et néanmoins on trouve, entre cette couche et une croûte pelliculaire plus âgée qui entoure immédiatement le parasite, tout un épais manteau de cellules à aspect conjonctivoïde. La constitution histologique de cet amas serait insuffisante, ainsi qu'on peut s'en rendre compte sur la FIG. **70** et suivant le sens de la remarque déjà faite, pour renseigner sur son origine; mais sa situation et son isolement entre deux zones chitineuses semblent plaider pour des cellules migratrices, capables

de s'insinuer entre les éléments de la couche épithéliale et de s'accumuler entre les strates de la formation chitineuse [1].

L'étude des coupes correspondant à la région proximale de la gaîne est favorable à cette interprétation, sans l'imposer absolument. On y trouve toute une plage où l'épithélium, sans cesser de se présenter avec ses éléments caractéristiques, est désagrégé par l'interposition de cellules plus polymorphes. En même temps des amibocytes ont afflué de la cavité générale de la chenille et stationnent en nombre vis-à-vis de cette même plage, tandis que dans la gaîne les cellules de la couche intrachitineuse sont plus lâchement amoncelées et s'étendent jusqu'à l'épithélium. Tout cet ensemble de circonstances donne l'impression qu'on assiste à une immigration d'amibocytes à l'intérieur de la gaîne.

Si quelqu'un n'y voulait voir qu'une pullulation locale de l'épithélium et pensait que les faits sont suffisamment expliqués en admettant que les éléments néoformés sont poussés en avant et par côté, entre les strates cuticulaires, l'accumulation des amibocytes, vis-à-vis de la région de pullulation, prendrait alors le caractère d'un amas fortuit. Cela nous paraît beaucoup moins naturel.

d. Sur la structure de la couche chitineuse comparée à celle d'une cuticule normale.

La structure de la cuticule normale, chez les Hexapodes, est une question d'histologie fine sur laquelle les auteurs ne se sont pas mis d'accord. Pour beaucoup la *cuticularisation* se ramène à l'excrétion (Henneguy, 04); pour quelques-uns c'est une transformation au moins partielle des cellules chitinogènes, notamment de leurs membranes (Prenant, Bouin, Maillard, 04). La première manière de voir rendrait suffisamment compte de la stratification horizontale, mais elle semble insuffisante pour expliquer la fibrillation verticale, extrêmement manifeste dans un grand nombre de types, et les différenciations locales en nodules ou accessoires variés.

A propos du tubercule stigmatifère de la larve du *Thrixion*, où la cuticule acquiert une épaisseur exceptionnelle, en même temps qu'elle subit une sorte de transformation cornée, nous avons cru pouvoir admettre une structure réductible » à celle d'un fort plateau strié (ou bordure en brosse)

---

[1] Cette immigration serait l'équivalent pathologique de la très curieuse immigration qui se produit physiologiquement, de dedans en dehors, à travers l'épiderme des Ascidies (Metchnikoff : Leçons sur la path. comp. de l'inflammation, 1892).

ayant ses éléments empâtés dans un dépôt de chitine cornée « (98, p. 187). Cette même idée a été reprise et développée par N. HOLMGREN (02) qui a cherché à l'appuyer sur un rapprochement morphologique entre cuticules, bordures en brosse, bordures ciliées [1]. Il y aurait aussi d'après lui deux facteurs de structure dans la cuticule : une substance squelettique représentée par une garniture de cils et une substance de remplissage venant du cytoplasme.

Cette manière de concevoir la formation d'une cuticule paraît s'adapter aux faits, à la condition de lui laisser une certaine élasticité et d'admettre que les deux facteurs de structure peuvent non seulement se modifier mais aussi se dissocier. Il y aurait de l'exagération à vouloir que la trame squelettique soit toujours sous forme de cils. Elle peut être représentée aussi par un réticulum régularisé, assez analogue à celui d'une fibre musculaire striée, susceptible de différenciations locales conduisant à diverses formations intracuticulaires, à ces formations par exemple que nous aurons à mentionner un peu plus loin à propos de la FIG. 82. D'autre part l'association des deux facteurs n'a rien de nécessaire en soi et on peut concevoir que l'on ait l'un sans l'autre.

La formation des cuticules pathologiques comporte, suivant toute vraisemblance, des modifications pouvant varier d'un cas à l'autre. Lorsque l'assise sous-chitineuse est formée de cellules visiblement comparables aux cellules tégumentaires, rien n'empêche d'attribuer à la couche chitineuse une structure voisine de la structure normale, avec en plus de l'irrégularité dans les éléments de la partie squelettique et une modification plus ou moins profonde de la partie imprégnante.

Il ne semble plus en être de même lorsque la couche sous-chitineuse est réduite à quelques cellules désagrégées ou totalement absentes par places. La cuticularisation alors n'est plus explicable par une transformation sur place d'une partie des cellules; mais on peut très bien supposer qu'elle est simplifiée et réduite à l'élaboration de la substance imprégnante. Celle-ci serait produite en excès, comme nous l'avons supposé dans nos descriptions, et se déverserait latéralement sous forme de courant, au lieu de rester sur place et d'imbiber simplement la bordure ciliée ou la trame de la membrane.

[1] Au sujet des bordures intestinales, HOLMGREN cite la monographie du *Thrixion* en l'attribuant à WANDOLLECK. Ce quiproquo s'explique par une association d'idées tenant à ce que M. WANDOLLECK est auteur d'une étude où la monographie dont il s'agit est assez critiquée (WANDOLLECK : Zur Anatomie der cyclorrhaphen Diphterenlarven. Berlin, 1899).

De là suit que la coulée peut bien être considérée comme chitineuse, mais n'est pas strictement cuticulaire, bien qu'il soit pratiquement impossible de dire à quel niveau elle cesse d'avoir ce caractère.

e. La gaîne de fixation dans la littérature.

Le motif de cette rapide révision est double : 1° rendre justice aux observateurs qui, pas à pas, ont cherché à débrouiller les rapports entre le parasite et son hôte; 2° éclairer de plus en plus ces rapports en rappelant comment ils ont été compris, toute interprétation ne pouvant manquer de contenir un fond de vérité, même lorsqu'elle est devenue totalement ou partiellement inacceptable. Il ne sera pas tenu compte de quelques travaux qui ne font que mentionner l'existence de la gaîne.

Dufour (1827), ayant observé dans un Pentatomide la larve d'*Ocyptera bicolor* Ol., la décrivit comme munie d'un long siphon caudal, qu'elle aurait introduit dans le métathorax de l'hémiptère pour usurper à son profit un de ses stigmates. Ce tube, qu'il représentait terminé par deux dents chitineuses bien caractérisées (*op. cit.*, pl. II, fig. 2), aurait été un organe de la larve, bien qu'articulé et caduc. Il s'agissait, suivant toute vraisemblance, d'une gaîne IIe extirpée avec le parasite, les prétendues dents n'étant que des saillies irrégulières de la cupule basale déchirée.

Barthélemy (57), se trouvant plus tard en présence d'une larve fixée à la peau d'une chenille par une gaîne I^e^, n'alla pas jusqu'à reconnaître qu'elle était en réalité dans un sac, et crut à une soudure, ou mieux, comme il dit, à une sorte de greffe du parasite sur son hôte : „ Bientôt, à l'aide d'une espèce de soudure qui s'établit entre le parasite et la chenille, le premier se trouve greffé, de manière que son dernier anneau communique avec l'extérieur, et fasse suite à la peau de l'Autosite dont il a la couleur noirâtre “. (*Op. cit.*, p. 112.) Cette idée de greffe semble être une réminiscence d'un autre mémoire de Dufour (37), où il est question d'une larve parasite fixée sur une trachée vésiculeuse de *Andrena aterrima* Panz. [1], et empruntant

[1] On se rappelle que les larves des *Conopidæ* s'accrochent par leurs accidents péristigmatiques aux trachées vésiculeuses des mellifères, et c'est sûrement à un cas du même genre que Dufour a eu affaire. Sa figure attribue à la larve un contour plus fusiforme que celui des *Conopidæ* observés par nous.

Comme quelques autres idées particulièrement aventureuses du célèbre entomologiste, celle d'un hôte envoyant des trachées dans le corps de son parasite paraissait définitivement mise de côté. Embleton (04) a cru pouvoir y revenir, il y a quelques années, à propos d'une larve de Chalcidide (*Comys infelix* Embleton) parasite d'un Coccide, non sans faire remarquer toutefois que dans le

à cette vésicule ses trachées, comme l'abeille lui emprunte les siennes; interprétation foncièrement erronée, mais traduisant néanmoins les premières apparences.

Künckel (79), à propos de la gaîne IIe de *Gymnosoma*, releva justement l'erreur de Dufour et affirma que „ le siphon des Ocyptères et des Gymnosomes est le produit d'une sécrétion chitineuse spéciale et ne fait pas corps avec la larve " (*op. cit.*, p. 352).

Cholodkowsky (1884, cité d'après Giard et Bonnier) s'est occupé d'une gaîne trachéenne chitineuse développée chez des coléoptères carabiques. Il a accepté l'interprétation générale proposée par Künckel, en cherchant à préciser l'origine de la sécrétion. Il lui paraît hors de doute que la poche chitineuse est formée par la couche hypodermique de la paroi trachéenne. C'était un progrès sérieux dans la connaissance histologique de la formation, d'autant plus remarquable que Cholodkowsky, n'ayant rencontré sans doute que des gaînes âgées, ne semble pas y avoir vu de couche cellulaire. Il rapproche les formations chitineuses des formations inflammatoires enveloppant les corps étrangers qui pénètrent accidentellement dans l'organisme des vertébrés, et ce rapprochement lui paraît appuyer l'opinion de ceux qui considèrent la chitine comme l'équivalent physiologique du tissu conjonctif, chez les insectes. Mais on voit aisément qu'une telle assimilation ne peut être poussée au-delà des apparences d'ensemble et de dehors, puisqu'il s'agit d'une part d'une pullulation épithéliale réactionnelle, de l'autre d'une accumulation de cellules migratrices mésodermiques. On ne saurait donc s'en autoriser pour appuyer l'opinion, d'ailleurs très peu en vogue, à laquelle il est fait allusion.

C'est une gaîne cutanée IIe que Sasaki (86) eut à étudier dans son travail sur *Ugimyia* (*Crossocosmia*). Comme beaucoup de gaînes de cette catégorie, elle semble se développer assez peu. L'auteur la décrivit comme une *coupe chitineuse* que le parasite formerait en réunissant et collant avec sa salive (!) des cellules adipeuses et des fibres musculaires.

---

cas dont parle Dufour « there seems some doubt about the interrelationship ». La larve III de *Comys* paraît émettre par ses stigmates un double tronc trachéen qui se ramifie dans le corps de l'hémiptère, et l'auteur ne veut pas décider s'il s'agit là d'un système produit par l'hôte au profit de son parasite (auquel cas viendrait le rapprochement avec *Andrena*), ou de trachées envoyées par le parasite dans le corps de l'hôte.

La dernière hypothèse s'éloignerait peu, comme on le voit, de celle de branchies trachéennes. Bien qu'il soit difficile de dire sur une simple figure quel peut être son degré de vraisemblance, elle aurait au moins l'avantage de ne mettre en avant qu'un type d'organe existant.

Meinert (90), qui a d'ailleurs rendu hommage en général au mérite du travail de Sasaki, a critiqué justement ses idées sur ce point et fait de cette coupe une dépendance du système trachéen du ver à soie. Pour lui les larves de *Tachina* habitent généralement un sac d'origine trachéenne, s'il s'agit de parasites d'imagos, d'origine hypodermique, s'il s'agit d'espèces introduites par perforation de la peau. La coloration brune de la coupe décrite par Sasaki est due aux déjections du parasite.

Ce travail du savant danois faisait avancer la question en distinguant des sacs trachéens et des sacs cutanés et assignant la véritable origine des uns et des autres. Quelques précisions sont néanmoins nécessaires à ce sujet : il y a des parasites d'imagos dont le sac n'est pas trachéen mais cutané (*Bigonichœta setip.*, *Ceromasia rufipes*....), et il y en a qui ayant pénétré en perforant la peau sont logés dans un sac trachéen (*Blepharidea vulgaris*). La coloration brune de la cupule, ou région proximale de la couche chitineuse, est simplement un phénomène caractéristique de la chitinisation pathologique. Le parasite ne semble pas évacuer de déjections avant la période de sarcophagie. Celles qui sont rejetées durant cette dernière période demeurent enfermées dans la membrane péritrophique et peuvent former au fond de la cupule un amas grossier dont la coloration n'a rien de commun avec celle de la chitine.

L'auteur du mémoire actuel a eu l'occasion de décrire histologiquement la gaîne secondaire formée autour du *Thrixion* (98). Elle est très peu développée et a été désignée simplement sous le nom de *bourrelet inflammatoire*, appellation exacte à la condition de l'entendre, comme l'indiquent le texte et les dessins eux-mêmes, d'une pullulation épithéliale réactionnelle. Un peu plus tard une courte note sur *Meigenia floralis* (02) a fourni l'occasion de mentionner une gaîne cutanée secondaire plus complexe, où intervient pour une bonne part le corps adipeux.

Roubaud (06) a décrit avec beaucoup de précision la gaîne trachéenne développée chez une larve de *Tipula gigantea* Schrank autour de *Siphona cristata* F. Cette gaîne est complète durant tout un temps et la structure histologique que l'auteur lui attribue est tout à fait celle des gaînes cutanées. Des débris de mues peuvent s'ajouter à l'ensemble [1].

Ce n'est pas sans quelque surprise que l'on voit reparaître dans le tra-

[1] Il est intéressant de remarquer qu'après d'autres observateurs nous avons trouvé la larve de *Siphona cristata* chez des chenilles de Noctuelles. Elle y habite une gaîne trachéenne entièrement pareille à celle décrite par Roubaud.

vail si souvent cité de TOWNSEND (08) l'idée primitive de DUFOUR. La gaîne de *Parexorita Cheloniæ* ne serait pas autre chose que l'extrémité anale de la larve, pointue et très chitinisée » by virtue of its exposure to the air « [1] (p. 98). Une telle particularité serait propre au pénultième stade larvaire de quelques espèces. Nous ne pouvons que nous associer aux remarques déjà formulées par NIELSEN (09) contre cette manière de voir.

Ce dernier observateur traite en détail la question de la gaîne; son travail est de beaucoup le plus documenté qui existe sur le sujet. A l'exemple de MEINERT, il examine successivement les parasites de larves et les parasites d'adultes.

Chez les parasites de larves (type : *Ptychomyia selecta* MEIG. vivant chez une chenille, *Hyponomeuta evonymella* SCOP.), la pénétration sur place donne lieu à une invagination de la cuticule de l'hôte qui forme un » funnel « chitineux ayant à son extérieur une couche de cellules hypodermiques. Ce *chitinous funnel* se continue par une couche sacciforme entourant complètement le parasite, qui est formée de cellules adipeuses vidées et comprimées. Autour du sac, une couche plus ou moins complète de leucocytes, rassemblés autour des cellules hypodermiques et entre elles.

Chez les parasites d'adultes (type : *Viviania cinerea* ZETT., vivant chez *Carabus*, *Procrustes*), le parasite est fixé à une trachée par une condensation chitineuse formant *funnel* autour de son arrière-train. A l'extérieur de ce *funnel* est une couche cellulaire formée aux dépens de l'épithélium trachéen. Le *funnel* se continue par une couche solide de cellules adipeuses détruites et comprimées. *Ocyptera brassicaria* F., parasite de *Dolycoris baccarum* F., offre avec son hôte des rapports analogues, à cette exception près qu'il n'y a pas de cellules adipeuses.

Au sujet de cette distinction entre parasites de larves et parasites d'adultes, nous ne pouvons qu'insister sur la remarque déjà faite en rappelant le travail qui l'a probablement inspirée : elle manque d'homogénéité et si l'auteur avait examiné un plus grand nombre d'espèces, il n'aurait pas manqué de rencontrer des parasites de larves logés dans une poche trachéenne

(1) Le virage d'une formation cuticulaire au brun ou au noir est bien dû probablement à une oxydase (*), mais celle-ci agit à l'intérieur des organismes comme au dehors.

(*) Après avoir rappelé que, d'après FÜRTH et SCHNEIDER, le sang et quelques autres tissus de larves et de pupes d'insectes brunissent à l'air sous l'influence de la *tyrosinase*, DEWITZ (06, fait observer que la même interprétation s'applique à la cuticule exuviée qui forme le tonnelet.

DONY-HENAULT et Mlle VAN DUUREN (07) nient, il est vrai, que l'existence des oxydases en général soit prouvée et croient pouvoir mettre les phénomènes sur le compte de catalyseurs même minéraux; mais il s'agit en tout cas de processus d'oxydation.

et des parasites d'adultes logés dans une gaîne cutanée. Le caractère primaire ou secondaire du soupirail n'est pas utilisé par Nielsen et le fait historique de la condition de la larve, au moment où la gaîne se développait, est laissé de côté.

Les facteurs de constitution que l'on peut trouver dans une gaîne sont indiqués par cet observateur d'une manière très complète. Néanmoins, pour permettre une comparaison plus précise de ses descriptions avec celles que nous avons données d'après notre matériel, il est nécessaire d'indiquer ici quelques points sur lesquels la coïncidence n'est pas complète.

1° Si nous comprenons bien le résumé de Nielsen, il y aurait continuité structurale entre le *chitinous funnel* et le *sac-like layer* qui complète la gaîne, mais différence totale de nature, le premier, garni extérieurement de cellules hypodermiques, ayant la signification d'un prolongement de la cuticule, le second consistant simplement en cellules adipeuses dégénérées. Nous pensons que, même dans les cas où la formation épithéliale cesse plus ou moins brusquement, la chitine brune se continue par de la chitine claire qui empâte les cellules adipeuses, si ces cellules interviennent. C'est seulement pour cela qu'il y a continuité structurale.

2° Dans plusieurs figures, Nielsen interprète comme leucocytes des éléments qui d'après le dessin sembleraient être épithéliaux; tel est le cas fig. 1, où l'assise simple marquée *l* (leucocytes) est dessinée de la même manière que l'épithélium cutané normal; le cas de la fig. 2, où la couche de même désignation, *l*, passe par modifications insensibles à l'épithélium normal. L'auteur admet comme nous que la formation dérivée de l'épithélium peut se présenter comme un amoncellement irrégulier d'éléments, fig. 9; mais alors on ne voit pas bien comment l'amoncellement correspondant, dans la fig. 2, n'est pas interprété de la même manière. En réalité toute distinction entre leucocytes amoncelés et cellules épithéliales néoplasiques est à peu près impossible d'après les éléments eux-mêmes; il n'y a guère que les rapports d'ensemble qui puissent fournir quelques indications.

Rappelons enfin que dans son grand travail sur *Glossina palpalis* Roubaud (09*b*) touche incidemment à la question du *calyce* fixateur des larves de Tachinaires et appelle l'attention sur la part qui peut revenir aux dépouilles exuviales dans sa genèse. Le rapprochement avec les glossines, où ces dépouilles sont amenées par une transformation dégénérative à l'état de masse amorphe, noire, cassante, lui fait supposer qu'elles peuvent subir dans le *calyce* des Tachinaires une modification analogue, et de cette façon le parasite contribuerait lui-même à la formation de sa gaîne :

« On peut donc penser, pour une légère partie, à une production propre du parasite, ainsi que l'avait antérieurement conçu Künckel d'Herculais (79), et non pas seulement à une réaction parasitaire des trachées de l'hôte. La dégénérescence des mues en une matière chitineuse compacte, serait utilisée chez les tachinaires pour la fixation de la larve, tandis que chez les larves de glossines c'est une matière de rebut destinée à être évacuée » (*op. cit.*, p. 97).

Rien de plus vrai que l'abandon des dépouilles exuviales dans les gaînes de fixation, et l'on peut bien admettre, comme semble le montrer la fig. **73**, qu'elles peuvent s'y transformer parfois en une véritable doublure interne. Mais ce n'est pas à une sécrétion entendue dans un sens aussi détourné que le texte de Künckel ferait songer; d'ailleurs le sort des dépouilles cuticulaires est extrêmement variable, comme le montre par exemple la fig. **75**, de_2, de_1.

f. Endoparasitisme des Muscides; leur gaîne de fixation comparée au fourreau des Entonisciens.

Envisagée dans son ensemble, la question de l'endoparasitisme des larves étudiées dans ce travail ne peut être l'objet d'un doute pour personne. Rappelons-nous seulement que quelques-unes sont libres dans la cavité générale de l'hôte durant toute leur existence parasitique; que d'autres, avant de se fixer contre un soupirail, vivent libres, ou logées dans un organe interne; que celles même qui vivent à l'état de fixation libèrent à une certaine époque la partie antérieure de leur corps ou leur corps tout entier, pour happer directement les cellules adipeuses de l'hôte.

Le doute pourrait être soulevé néanmoins à propos de la vie fixée.

A prendre les termes rigoureusement et un peu matériellement, la larve est située à l'extérieur par rapport à l'organisme dès qu'elle occupe une invagination ectodermique. Mais on ne peut guère partir de ce seul fait *actuel* pour caractériser le parasitisme, sans quoi on serait amené à dire qu'une larve de *Cyrtophlebia ruricola*, par exemple, qui a été endoparasite quand elle vivait dans un muscle, est devenue ectoparasite maintenant qu'elle est fixée et entourée de sa gaîne IIe complète, et redeviendra endoparasite quand elle en sortira. L'état de fixation contre un soupirail, même en supposant le kyste complet, ne peut être envisagé seul et sans tenir compte des conditions qui l'ont précédé, comme de celles qui le suivront.

C'est ce qu'avaient parfaitement compris Giard et Bonnier (87), quand

ils ont cherché à rapprocher le parasitisme des Tachinaires de celui des Entonisciens. Ces auteurs reconnaissaient bien que les faits mis en avant ne démontraient l'ectoparasitisme qu'autant qu'on devait considérer le fourreau comme développé au lieu d'entrée du parasite. Aussi s'attachaient-ils, pour ce qui est des muscides, à l'idée émise d'abord par Dufour et plus tard par Cholodkowsky que l'œuf serait pondu sur un stigmate de l'hôte et que la petite larve s'introduirait dans une trachée, sans jamais cesser d'être en rapport avec l'extérieur. Contre les données apportées en sens contraire par Künckel (79), d'après lesquelles l'œuf de *Gymnosoma* peut être pondu sur un des segments abdominaux du Pentatomide, et que l'on trouve néanmoins le siphon en rapport avec l'appareil respiratoire, ils faisaient ressortir l'invraisemblance d'une migration du parasite à travers les viscères de l'hôte, avec inosculation consécutive dans l'appareil trachéen.

Cependant le cas de *Gymnosoma* fut confirmé par celui de *Thrixion*; nous eûmes occasion de faire remarquer, en parlant du soupirail pratiqué à reculons par cette larve, et du bourrelet inflammatoire qui en accompagne le percement, qu'une gaîne même complète ne suffirait pas pour caractériser des rapports ectoparasitiques (98, p. 74).

Roubaud (06) prend la question au point même où l'avaient laissée Giard et Bonnier. Cet observateur a eu le mérite de décrire avec précision une gaîne trachéenne complète à l'état jeune, mais il semble exagérer quelque peu la portée de cette constatation quand il dit qu'elle « permet une compréhension plus évidente de la nature de ces divers organes (de fixation) », que « le parasitisme larvaire de *Siphona* constitue un nouvel exemple d'ectoparasitisme interne, en tous points homologue à celui, bien connu, des Crustacés Entonisciens » (06, p. 1439). On se rappelle que les gaînes IIes aussi bien que les gaînes I^es^ peuvent être complètes, durant tout un temps, en sorte que, même en faisant abstraction de l'avenir, on ne pourrait parler ici d'ectoparasitisme qu'en prouvant l'entrée par la trachée. Roubaud croit *logique* de l'admettre. Nous la jugeons tout à fait improbable. *Siphona cristata* F. est très vraisemblablement larvipare, ses organes reproducteurs internes étant calqués, d'après nos observations directes, sur ceux de *S. cinerea* Meig. dont l'utérus postérieur a été trouvé plein de larves par Dufour (51, p. 302), et ces larves, comme celles des groupes IV, V, VI, ne peuvent que pénétrer dans l'hôte par perforation de la peau. D'ailleurs l'inosculation avec une trachée, réalisée dans un mouvement de recul, est mise hors de doute, quelque invraisemblable qu'elle put paraître, par les faits que nous avons exposés.

C. Manifestations éventuelles de la réaction défensive.

a. Protection phagocytaire contre l'infection microbienne.

Si l'on réfléchit à ce double fait, que les insectes sont en général très sensibles à l'infection par les bactéries saprophytes les plus vulgaires (Balbiani, cité par Metchnikoff : *L'inflammation*) et que leur enveloppe cuticulaire est sérieusement intéressée dans l'introduction des larves entomobies, on ne peut qu'être surpris que les individus infestés échappent en si grand nombre à cette seconde catégorie d'ennemis.

Pour expliquer cette immunité, il faut sans doute tenir compte de l obturation relativement étanche réalisée par le corps même de la larve, quand elle reste sur place, ou par un caillot de sang, quand elle tombe parmi les viscères, mais ces barrières n'interviennent en réalité que lorsque les germes ont pu entrer déjà avec le parasite. Il est donc à supposer que la protection est réalisée principalement par les phagocytes. Leur lutte contre les microbes se livre peut-être avant que ceux-ci aient eu le temps de se multiplier notablement, si bien qu'il n'en reste bientôt plus aucun indice.

Nous avons néanmoins rencontré une larve de *Nematus ribesii* infestée depuis plus d'un mois par un *Ptychomyia selecta*, où la lutte s'était prolongée exceptionnellement et où les amibocytes renfermaient en grand nombre des bactéries phagocytées. Le groupe de cellules représenté fig. **79** est emprunté à une coupe de cette larve, qui a fourni aussi les fig. **68** et **69**. Si on en juge par le nombre de bactéries englobées, les phagocytes les plus actifs sont de volumineuses cellules arrondies à cytoplasme clair, à noyau peu distinct. Des éléments beaucoup plus petits, de forme anguleuse, à cytoplasme dense et à noyau très net, renfermant un corps chromatique condensé en une ou deux boules nucléoliformes, se montrent libres de microbes ou en ont très peu. Il n'est pas inutile d'ajouter que le développement du parasite était très en retard, bien que l'hôte lui-même ne donnât pas de signes bien visibles de maladie.

b. Accumulation de phagocytes autour des parasites malades ou morts et autour des dépouilles exuviées.

Nous ne ferons ici que confirmer, en les étendant à l'ensemble des espèces étudiées, des résultats déjà constatés à propos du *Thrixion*.

Les remarques de CUÉNOT, dans ses excellentes *Études physiologiques sur les Orthoptères* (95), ont une portée très générale et résument fort bien le rôle de la phagocytose dans le parasitisme. Les parasites normaux n'éveillent pas généralement la sensibilité des phagocytes. CUÉNOT cite entre autres le cas d'une larve de diptère rencontrée par lui dans le cœlome d'une forficule qui était absolument intacte et autour de laquelle il n'a pas remarqué le moindre essai de phagocytose [1]. Telle est la règle pour les larves libres et saines des insectes entomobies.

Dans les cas de fixation, on observe fréquemment, autour de la gaîne ou sur ses bords déchiquetés, des amas conjonctivoïdes pouvant très bien s'interpréter comme phagocytaires; mais, nous le répétons, l'idée d'une simple tumeur épithélioïde est difficile à exclure, et en tout cas la larve elle-même est indemne.

Il n'en est plus de même lorsque, par suite d'un accident quelconque, les choses ne suivent pas leur cours normal. Que le parasite vienne à tomber de son soupirail, ce qui arrive quelquefois lors d'une mue de l'hôte, il ne cherche ni à s'y fixer de nouveau, ni à en perforer un nouveau, mais demeure errant dans la cavité générale où il ne tarde pas à dépérir, l'air dissous ne suffisant pas actuellement à ses besoins respiratoires. Or, on trouve alors que la gaîne dont il est resté entouré brunit de plus en plus dans sa partie chitineuse et s'épaissit par l'accession d'une grande quantité d'amibocytes, en même temps qu'elle s'étend de manière à envelopper à peu près complètement la larve (*Bigonichæta*, *Meigenia*, *Uclesia*).

FIG. 25 *t*. Larve I de *Meigenia floralis* ayant succombé dans la lutte pour la possession de l'hôte, ramassée et entourée d'une capsule conjonctivoïde de phagocytes. Gr. : 56.

Les cadavres des individus qui succombent, dans la lutte pour la possession de l'hôte, peuvent aussi être encapsulés sous une couche épaisse de phagocytes, FIG. 25 *t*, mais le fait est plutôt exceptionnel; à plusieurs reprises nous en avons rencontrés qui avaient déjà la teinte grise caractéristique d'une décomposition avancée et qui étaient aussi exempts de phagocytes que les larves normales.

[1] Pour CUÉNOT, c'était probablement la larve de *Thryptocera* (*Bigonichæta*) *setipennis* FALL., déjà signalée par BOHEMANN chez la forficule. Puisqu'il s'agit d'une larve trouvée libre — dans le cas contraire l'auteur n'aurait pas manqué de mentionner le kyste — et puisque *Big. setipennis* habite tout le temps une gaîne primaire, il faut plutôt la rapporter à *Ceromasia rufipes*, qui vit très longtemps libre, chez les mêmes hôtes, ou à une espèce encore à étudier.

Les dépouilles cuticulaires exuviées dans les mues peuvent rester pendantes au bord intérieur de la gaîne, ou même tomber entièrement dans la cavité générale. Dans l'un comme dans l'autre cas on constate le plus souvent, mais pourtant pas toujours, que des amibocytes sont venus former, dans les anfractuosités de leurs replis, des amas plus ou moins riches. La FIG. 80 reproduit un fragment d'une dépouille de *Tach. V.* ainsi envahie par les cellules sanguines de *Chondrostega Vandalicia*. Le caractère de phagocyte s'exprime par un aplatissement particulier du corps cellulaire et par l'émission de prolongements qui assurent l'adhérence contre le corps étranger; ces expansions permettent de comprendre que, d'autres cellules semblables survenant, il se constitue un amas conjonctivoïde. Des vacuoles arrondies, plus que probablement graisseuses — les amibocytes circulants contiennent très fréquemment des boules de graisse — les différencient assez nettement des cellules néoplasiques épithélioïdes.

CHAPITRE IV.

Questions détachées d'éthologie et de biologie en relation avec le parasitisme.

A. L'instinct maternel dans la distribution des germes.

a. Cas où la mouche est en présence d'un hôte normal.

On peut poser comme règle que non seulement elle le reconnaît, mais encore qu'elle le mesure en quelque sorte et lui confie un nombre d'œufs proportionné à sa taille. Ce n'est pas douteux pour *Tricholyga major*, par exemple, qui pond ses œufs par unités ou en très petit nombre sur les chenilles de taille médiocre : *Pieris*, *Vanessa*, *Porthesia*, ... et en nombre souvent considérable, 1-18, sur les grosses chenilles de *Macrothylacia rubi* L. Tout se passe comme si la mère avait conscience que certains hôtes ne peuvent nourrir qu'une seule larve.

Mais il existe beaucoup d'espèces qui s'affranchissent de cette règle. On rencontre des larves de *Crioceris asparagi* portant jusqu'à 27 œufs de *Meigenia floralis*; des Pentatomides ou des Lygéides reçoivent en liberté 1-5 œufs de *Gymnosoma*, et en captivité 1-15; la larve de *Nematus ribesi* SCOP. reçoit souvent une demi-douzaine d'œufs de *Ptychomyia selecta* (Gemert)

et la chenille de *Hyponomeuta evonymella* Scop. en reçoit jusqu'à 23 (Copenhague, Nielsen, 09) du même parasite; pourtant dans ces divers cas une seule larve, régulièrement, doit venir à bien, l'hôte ne suffisant pas à en nourrir davantage. A la question de savoir si la totalité des œufs trouvés sur un même hôte provient de la même ponte, ou du moins de la même mouche, on ne peut souvent pas faire de réponse catégorique; cependant l'observation directe nous a montré qu'une femelle de *Ptychomyia* peut en quelques heures déposer jusqu'à six œufs sur une même larve de *Nematus* (1). Mais même en admettant que plusieurs individus peuvent concourir à l'infection d'un hôte donné, il demeure vrai que dans les espèces dont il s'agit les femelles ne s'abstiennent pas de pondre sur lui, bien qu'elles le voient déjà chargé d'œufs.

Il y a, dans cette seconde manière de faire, un gaspillage apparent de germes; pourtant il est aisé de reconnaître que c'est plutôt un sacrifice utile à l'espèce elle-même, ou commandé par des intérêts plus généraux.

D'une part, en effet, la possession définitive de l'hôte devant demeurer au plus robuste des parasites, celui-ci sera probablement d'autant mieux doué qu'il aura évincé un plus grand nombre de concurrents; ce qui est dire que l'espèce tend à se conserver par la survivance de ses meilleurs représentants.

Mais d'autre part une trop grande accumulation des larves dans le même hôte crée un danger commun aux forts et aux faibles, en menaçant prématurément la vie de l'organisme nourricier. Il arrive fréquemment en effet qu'il succombe avant que les larves parasites puissent s'accommoder du régime créophage et elles meurent, elles aussi, sans même utiliser son cadavre (2). Le bénéfice alors n'est ni pour l'espèce de l'hôte, ni pour celle du parasite, mais pour la loi générale de la pondération réciproque des espèces et de leur maintien dans de justes bornes, grâce à d'opportunes limitations mutuelles.

b. Cas où les hôtes ordinaires font défaut.

Sur des mouches prises en pleine période de ponte ou de dissémination de larves, on a fait quelques essais tendant à déjouer l'instinct maternel.

(1) Celle de *Meigenia floralis* nous a fourni, à plusieurs reprises, des résultats analogues.

(2) L'exemple de *Meigenia floralis*, que nous avons pu observer assez en grand à Vals, près Le Puy, en 1899, est frappant à ce point de vue. Plus de 50 % des individus qui étaient restés en possession définitive de l'hôte mouraient avant d'atteindre leur entier développement, le plus souvent parce que l'hôte lui-même succombait avant l'heure.

Ces mouches étaient mises en cage avec des insectes divers autres que les hôtes habituels de leurs larves et alimentées de miel, nourriture qu'elles acceptent toujours avidement. Les résultats observés sont assez variables, mais tendent à montrer que la souplesse de l'instinct, d'ailleurs incontestable, est assez limitée.

1. Les espèces qui infestent avec prédilection des chenilles d'un groupe donné peuvent accepter sans beaucoup d'hésitation d'autres chenilles du même groupe. Des chenilles de *Plusia aurifera*, espèce de provenance exotique, non signalée parmi les hôtes d'*Echinomyia fera*, mais du groupe des noctuelles, ayant cohabité avec une de ces mouches, ont été infestées.

2. Les espèces qui infestent normalement une chenille déterminée peuvent refuser une chenille d'espèce éloignée, alors même que celle-ci vit sur la même plante que l'hôte habituel et présente avec lui de grandes ressemblances homochromiques. C'est ainsi que la femelle de *Cyrtophlebia ruricola* a refusé de confier ses œufs à la chenille de *Bothis polygonalis*, qui vit sur le *Spartium junceum* comme celle de *Spintherops spectrum*, son hôte habituel, et présente de même que celle-ci une large bande dorsale jaune, homochromique avec les fleurs de la plante.

D'autres fois, cependant, l'homochromie et une certaine ressemblance de taille et de formes générales ne paraissent pas sans influence pour amener la mouche à confier ses germes à des hôtes non normaux. Une femelle de *Gymnosoma rotundatum*, qui infeste principalement les Pentatomides, s'est décidée à coller plusieurs œufs sur un *Cassida viridis*, coléoptère dont la couleur verte, les formes larges et déprimées ne sont pas sans analogie avec celles d'un *Piezodorus*. Malheureusement la mouche dont il s'agit n'avait pas été fécondée et les œufs ne se sont point développés.

3. Les mouches maintenues en présence d'insectes à peu près quelconques peuvent leur confier quelques œufs ou quelques larves, mais non sans hésitation et comme en risquant un essai dont elles pressentiraient l'insuccès. Plusieurs exemples de cette manière d'agir ont pu être recueillis.

D'abord celui d'*E. fera* finissant par expulser ses larves au voisinage de grosses chenilles de *Deilephila euphorbiæ*, qui l'avaient tout d'abord laissée indifférente. Nous avons trouvé plusieurs de ces larves soit sur les chenilles, soit sur les pousses d'*Euphorbia characias*, leur plante nourricière. Quelques-unes, parmi celles qui étaient déjà sur le corps des chenilles, ont essayé de s'y introduire en perforant leur cuticule, particulièrement coriace, mais sans y réussir; finalement toutes ont pris leur attitude de repos et sont mortes d'inanition, comme engluées dans une sorte de vernis dont la nature n'a

pu être déterminée; il n'est pas impossible que ce fût du sang sorti du corps des chenilles dans les essais de perforation [1].

Un exemple plus surprenant, c'est l'acceptation de phasmes par des mouches parasites de chenilles ou d'hémiptères. La femelle de *Cyrtophlebia ruricola* qui a refusé de pondre sur une chenille de *Bothis* a fini par déposer un œuf sur un *Bacillus gallicus* Charp. L'œuf contenait, comme c'est le cas ordinaire chez cette espèce, une larve prête à éclore, bien visible sous le chorion transparent, mais qui est morte sans essayer, semble-t-il, de pénétrer. Une femelle de *Meigenia floralis*, après avoir négligé complètement un autre *B. gallicus* tant qu'il fut bien portant, colla un œuf sur son 10e ventrite lorsqu'il était déjà mourant, et quand une tache brunissante annonçait précisément à cet endroit un commencement de désorganisation. Est-ce une odeur spéciale qui a déterminé l'acte? Le phasme ne survécut qu'un jour.

4. La mouche, d'ordinaire, néglige complètement les insectes par trop éloignés des hôtes habituels. Elle finit alors par mourir après quelques jours, même en présence du miel (*Cyrtophlebia*, *Meigenia*), probablement à la suite de désordres physiologiques amenés par la rétention forcée de la ponte; ou bien elle se délivre, mais en disséminant ses germes sur des supports quelconques, ainsi qu'il semble ressortir du renseignement consigné plus haut, p. 73, relativement à *Echinomyia fera*. Nous avons d'ailleurs constaté ce mode de délivrance désordonnée en dehors des muscides à larves endoparasites, chez un *Calliphora* [2].

B. La lutte entre les concurrents pour la possession de l'hôte.

Si on compare, au point de vue du nombre, les larves jeunes entrées dans un même hôte, et celles qui, ayant acquis tout leur développement, finissent par s'empuper, on trouve des résultats très variables, pouvant se classer sous l'une de ces trois rubriques :

Un petit nombre de pupes (1-2) correspondant à un petit nombre d'entrées (*Compsilura concinnata*, *Tricholyga major* chez certaines chenilles telles que *Pieris*);

---

(1) Nous avons dit ailleurs qu'il n'y a pas d'hémorragie lors de la pénétration des larves de ce groupe, mais cela doit être entendu de la pénétration effective, quand le corps du parasite demeure en place et sert d'obturateur.

(2) La mouche, prise en pleine période de ponte et gardée dans un tube à fermeture très lâche, a déposé contre le bouchon une vingtaine d'œufs. Le bouchon était légèrement enduit de miel, mais il paraît peu probable que la détermination de l'acte soit due à cette circonstance.

Un assez grand nombre de pupes (1-15) correspondant à un assez grand nombre d'entrées (*Cyrtophlebia ruricola*, *Uclesia fumipennis*...);

Un petit nombre de pupes (1-2) correspondant à un assez grand nombre, ou même à un grand nombre (1-25) d'entrées (*Meigenia floralis*, *Gymnosoma rotundatum*, *Sturmia pupiphaga*....).

Le premier et le deuxième cas, où l'on observe un certain balancement entre les sorties et les entrées, — balancement qui, d'ailleurs, n'a rien de mathématique — supposent seulement, de la part de la mouche, l'appréciation instinctive des ressources offertes par l'hôte. Si toutes les larves ne parviennent pas à terme, toutes, à la rigueur, pourraient le faire et les échecs sont imputables à des causes accidentelles; il n'y a pas lieu de s'y arrêter plus longuement.

Le troisième cas suppose l'entrée d'un plus grand nombre de larves que l'hôte n'en peut nourrir et une réduction systématique de ce nombre. Le premier fait comporte un gaspillage de germes dont il a été question déjà; il reste à examiner ici par quels moyens la réduction du nombre des concurrents est réalisée.

1. Élimination des larves surnuméraires résultant d'une lutte directe. — Cette lutte, dans laquelle les individus plus faibles, ou plus attardés dans leur évolution sont tués ou rendus invalides, est particulièrement remarquable chez les espèces qui passent par une période de vie libre, que celle-ci soit ou ne soit pas interrompue par une période de séjour intra-organique. Elle constitue un épisode régulier de la vie du parasite, qui se place, dans les cas les mieux caractérisés, immédiatement avant le percement du soupirail secondaire. Ce n'est qu'après s'être assuré la possession exclusive de l'hôte que l'individu vainqueur se met en mesure de se fixer.

L'avantage est quelquefois très disputé, et au lieu d'une larve susceptible d'un développement ultérieur normal, il n'est pas rare qu'il en reste deux. Elles vont le plus souvent percer leur soupirail en des points éloignés, l'une occupant la partie antérieure du corps, l'autre la partie postérieure (*Sturmia*); mais elles peuvent aussi s'établir côte à côte (*Gymnosoma*) et il est intéressant de constater dans ce dernier cas que les ennemies de tout à l'heure ne cherchent plus désormais à se nuire, tant il est vrai que les actes de l'instinct sont déterminés pour le temps aussi bien que pour l'espèce.

Tous les vaincus de la lutte ne sont pas tués; quelques-uns sont simplement mis hors d'état de percer un soupirail et d'entrer dans la période de développement rapide que cet acte devait inaugurer. L'intérêt réel de

la larve vainqueur n'exigeait pas davantage. Les invalides pourront continuer à son voisinage une existence traînante; elles pourront même muer et grandir quelque peu (*Gymnosoma*), mais les emprunts qu'elles feront à l'hôte seront sans importance. Leur condition de vaincues et de débilitées se reconnaît aisément à leur indolence générale, qui contraste avec leur vivacité passée, et aux blessures qu'elles portent : la cuticule est souvent percée de coups de poinçon isolés (*Meigenia*) ou géminés (*Sturmia*), suivant que la lutte s'est livrée au premier ou au deuxième stade [1], les piqûres étant d'ordinaire entourées d'une tache brune; ou bien il existe des meurtrissures internes provenant d'une violente compression locale, et qui entraînent une débilitation générale; dans le cas du *Meigenia* représenté FIG. 26*t*, un violent coup de croc, reçu en *c*, a déterminé la rupture des deux trachées maîtresses et compromis la fonction respiratoire dans toute la région antérieure du corps.

FIG. 26*t*. Larve I de *Meigenia floralis* blessée dans la lutte pour la possession de l'hôte. Gr. : 56.

c, cicatrice du coup de croc, auréolée de chitine pathologique; — *cb*, crochet buccal; — *tt*, trachées principales, rompues au niveau de la blessure.

L'armure est différente suivant que la lutte s'engage au stade I, entre larves encore petites et faiblement protégées par une mince cuticule tégumentaire, ou au stade II, quand elles ont grandi.

Dans le premier cas, c'est le crochet buccal qui intervient seul (*Meigenia*, *Gymnosoma*), mais il est juste d'ajouter que chez *Meigenia* il est particulièrement long et saillant.

Dans le second, quand la cuticule est devenue assez épaisse pour défier la simple pression du poinçon buccal, nous voyons apparaître chez *Sturmia* des dispositions destinées à rendre l'agression plus efficace. Nous les décrirons un peu en détail.

L'armure buccale, forte et terminée par un double crochet subulé, demeure l'arme offensive proprement dite. La musculature qui en commande la protraction est robuste et tellement disposée que, lorsqu'elle entre en activité, l'armure pivote autour d'un axe transversal et dirige ses crochets en arrière.

---

[1] Chez les larves dont il s'agit, l'armure buccale se termine par un crochet simple au stade I, par un crochet double au stade II.

Un organe cuticulaire spécial, le *plastron sternal*, complète l'appareil vulnérant. C'est une différenciation chitineuse jusqu'ici unique, siégeant sur la face ventrale du segment III, un peu comme la *spatule* des larves de Cécidomyies. Dans son ensemble elle se présente comme une plaque impaire, de contour rectangulaire ou trapézoïdal, de consistance cornée et de couleur noire, qui s'aperçoit sur la ligne médiane, un peu en arrière des crochets buccaux, FIG. **81**. Il s'agit en réalité de deux plaques placées l'une à la suite de l'autre et parfois séparées par une suture transversale. Lorsque la larve se ramasse dans l'attitude de la lutte, ces deux pièces se relèvent l'une contre l'autre, l'ensemble du plastron formant une sorte de toit transversal qui se trouve intéressé perpendiculairement à son arête sur la coupe sagittale, FIG. **82**.

On voit sur cette figure que le versant antérieur du toit, savoir la région antérieure du plastron, a une autre structure que la région postérieure. Les strates moyennes de la cuticule y ont pris la teinte et la consistance de la chitine cornée; la surface libre y est hérissée de tubercules et de denticules de même nature. Dans la région postérieure, les différenciations cornées sont exclusivement superficielles et paraissent consister en plaques comme encastrées dans la chitine incolore, qui tendent à se disloquer sous le rasoir, mais se trouvent normalement contiguës, peut-être même soudées en un tout (1).

Une particularité très digne d'attention, c'est que, dans l'occision par l'eau chaude, la larve II de *Sturmia* meurt toujours dans l'attitude reproduite sur la coupe. Il semble que ce soit l'attitude qui correspond à la contraction tétanique des muscles les plus prompts, puisqu'ils ont eu le temps d'entrer en activité, sous l'excitation de l'eau chaude, avant d'être figés par la coagulation de la myosine (2). Or, dans cette attitude, qui sera aisément prise même lorsque l'excitation viendra du contact d'une autre larve, la par-

(1) Les caractères particuliers de l'épithélium sous-jacent, dans toute l'étendue du plastron, et les rapports de la cuticule incolore avec la couche cornée qui s'intercale dans son épaisseur, dans la région antérieure, sont intéressants histologiquement et donnent lieu aux mêmes remarques que le tubercule stigmatifère du *Thrixion* (PANTEL, 98, p. 187 de la Revue). On voit immédiatement sur la FIG. **82** que les cellules chitinogènes sont beaucoup plus grandes que dans les parties voisines du tégument et que, dans la région antérieure, la zone cornée intercalaire envoie, dans la zone incolore qui lui est superposée, un système de franges déliées que l'on retrouve dans beaucoup de plaques chitineuses, et qui font soupçonner là des cils ou des trabécules régularisées, entre lesquels se dépose le ciment chitineux.

(2) Dans les mêmes conditions, la larve I de *Meigenia* meurt à demi-contractée et le croc buccal très exsert.

tie rétro-buccale du segment I et le segment II tout entier sont réduits à l'état de plis serrés et forment, sous les crochets buccaux, le fond d'une anfractuosité, tandis que le bout des crochets peut venir en contact avec le plastron. On conçoit que si le corps de la larve ennemie est saisi entre ces deux pièces, dont l'une agit comme poinçon et l'autre comme appui, elle ne pourra qu'être transpercée, ou du moins fortement meurtrie.

Chez les espèces qui se fixent contre un soupirail Ire, la lutte directe contre les concurrents diminue d'intensité; elle peut même devenir nulle quand les parasites sont entrés par des points trop éloignés pour qu'ils puissent s'atteindre. Lorsqu'ils occupent des places suffisamment rapprochées, il n'est pas rare d'observer chez les plus faibles des marques d'agression directe aussi manifestes que dans les cas précédents. C'est ainsi qu'un assez grand nombre de larves de *Micropalpus comptus* s'étant installées côte à côte chez une chenille de noctuelle, se sont livré au IIe stade une lutte violente où beaucoup ont été transpercées.

2. Élimination sans lutte directe. — En dehors de la lutte à coups d'armure buccale, la réduction du nombre de concurrents peut se produire encore de deux manières.

D'abord mécaniquement, par compression. Toutes les larves présentes se développent normalement, chacune à sa place, jusqu'au moment où la plus avantagée ou la plus précoce entre dans sa période de croissance rapide; mais dès ce moment celle-ci grossit incomparablement plus vite que les autres, et peut les comprimer contre le tégument ou contre les viscères de l'hôte jusqu'à les étouffer (*Echinomyia fera*, *Erigone consobrina*).

Ensuite physiologiquement, par accaparement des vivres ou par altération du milieu. Dès que la larve avantagée est entrée dans sa période de croissance rapide elle détruit à son profit le corps adipeux de l'hôte, ce qui tend à affamer les concurrentes. Bientôt après c'est la sarcophagie proprement dite et la mort de l'hôte; les larves retardataires ne pourraient survivre qu'à la condition de devenir prématurément sarcophages.

3. Remarques bibliographiques. — Un premier exemple d'une lutte directe et intentionnelle pour la possession de l'hôte, chez les larves entomobies des diptères, a été signalé à propos de *Meigenia floralis* dans notre communication préliminaire (02). Des observations confirmatives ont été publiées depuis par von Meijere (04) pour les Conopides et par Nielsen (09) pour *Ptychomyia selecta* Meig., *Panzeria rudis* Fall., *Steiniella callida* Meig., *Carcelia gnava* B. B., *Tachina larvarum* L., *Viviania cinerea* Zett.

Nielsen distingue très bien, dans la généralité des accidents qui frappent les individus surnuméraires, les cas de mort par simple compression et ceux qui reconnaissent une cause plus directe [1].

Des faits de même ordre, rappelés aussi par Nielsen, ont été publiés à propos d'autres groupes de parasites. Sans reproduire ici cette énumération, il convient de remarquer les résultats généraux qui se dégagent des principaux cas observés et que Ferton (05) souligne justement : c'est au stade I que se livre la lutte de concurrence chez les larves ectoparasites de coléoptères comme chez celles d'hyménoptères, et c'est la larve Ire qui a reçu de la nature des armes spécialement adaptées à ce combat (observations de Valéry-Mayet, 1875, sur les triongulins de *Sitaris colletis*, et de Ferton sur les larves de *Chrysis dichroa*).

Suivant toute vraisemblance, les particularités morphologiques offertes par la larve I des *Platygaster*, endoparasites des larves de *Cecidomyiidae*, n'ont leur raison d'être que dans une lutte éventuelle de concurrence parasitique. Marchal discute assez longuement la forme *cyclopoïde*, dans ses recherches approfondies sur les hyménoptères parasites (04, 06) et, sans accorder une adhésion ferme à l'hypothèse dont il s'agit, il fournit des données qui y conduisent assez naturellement. Il fait remarquer en effet, non seulement que les larves cyclopoïdes seraient remarquablement armées pour une lutte violente, mais aussi qu'elles peuvent coexister au nombre de 1-5 chez un même hôte, tandis que les formes suivantes ne s'y montreront que par unités.

On est donc amené à conclure que chez des espèces à hypermétamorphoses, comme celles qui constituent le groupe des platygastériens, des formes larvaires très spéciales doivent être considérées comme la préparation lointaine d'un incident biologique, plutôt que comme une adaptation à un régime ou à des conditions de vie persistantes.

Le rapprochement de ces faits avec ceux qui viennent d'être décrits chez les larves endoparasites des diptères fait ressortir en même temps d'étroites analogies et quelques différences : analogie dans le fait que chez les diptères le sort des parasites surnuméraires se joue souvent au stade I et qu'il peut exister des différenciations morphologiques visiblement en relation avec le combat où il se décide; différence en ce que la lutte peut

[1] Pour Sasaki (86) une seule larve d'*Ugimyia* (*Crossocosmia*) vient à bien, quoique plusieurs aient envahi le ver à soie, pour un double motif : 1° parce que les chenilles par trop infestées périssent, leur mort entraînant celle des parasites; 2° parce que l'un des concurrents se développe plus vite et accapare les vivres.

être reportée au-delà du stade I, quand la coexistence temporaire de toutes les larves présentes n'a rien de compromettant pour celle qui doit finalement venir à bien; différence aussi en ce qu'on ne remarque pas toujours de particularités morphologiques spécialement relationnées avec le combat, l'armure buccale des larves de muscides constituant d'ordinaire par elle-même un instrument vulnérant suffisamment efficace.

C. Données diverses relatives au cycle évolutif.

a. Développement préembryonnaire et embryonnaire.

Le développement préembryonnaire, savoir l'évolution des cellules sexuelles des dernières générations, est particulièrement précoce chez les mâles de quelques espèces, telles que *Cyrtophlebia ruricola*, où on trouve déjà chez la larve Ire des colonies de spermatocytes I en accroissement, ou même en division de maturation.

Jusqu'ici nous n'avons pas identifié l'ovaire dans des larves aussi jeunes, mais la précocité du développement préembryonnaire se manifeste en tout cas plus tard, par l'état avancé des chambres ovulaires au moment de l'éclosion de la mouche. Tandis que dans la généralité des espèces les ovarioles ne contiennent à cette époque aucun œuf de forme et de grandeur définitives, ils en renferment plusieurs chez *Thrixion Halidayanum*, *Ceromasia rufipes*, *Bigonich. setipennis*, ainsi que nous l'avons remarqué ailleurs; c'est très probablement toute la portée effective qui est prête à descendre dans l'utérus. Chez *Gymnosoma*, sans avoir contrôlé avec précision l'état des ovaires à l'éclosion, nous avons pu remarquer que la ponte survient dès le 2e jour.

Quant au développement embryonnaire proprement dit, compris entre la fécondation de l'œuf et l'éclosion de la larve, il peut s'effectuer suivant un type rapide, comparable à celui bien connu des *Calliphora*, ou suivant un type lent. Sa durée se détermine avec une précision relative, et des comparaisons deviennent possibles, surtout dans les espèces ovipares, en remarquant que l'œuf ne séjourne qu'exceptionnellement dans l'utérus, et que par suite le moment de la ponte coïncide très sensiblement avec celui du passage sous les spermathèques, ou de la fécondation. Dans un cas exactement suivi chez *Meigenia floralis*, le temps compris entre la ponte et le percement du soupirail secondaire a été de deux jours, ce qui suppose, pour le développement embryonnaire seul, une durée assez courte. Chez

Ptychomyia selecta, nous avons trouvé les larves installées dans leur gaîne primaire, contre un soupirail à bords déjà bruns, dès le troisième jour après la ponte.

Pour d'autres espèces, dont *Tricholyga major* peut être considéré comme le type, le développement de l'embryon demande un temps notablement plus long, mais il est impossible pour le moment de préciser davantage, la date de la ponte n'ayant pu être connue.

b. Développement larvaire.

α. *Remarques préalables sur le nombre et les caractéristiques morphologiques et physiologiques des stades larvaires.*

Il n'y a plus de motifs, à l'heure actuelle, de chercher à prouver que les larves de diptères entomobies subissent deux mues, intercalées entre l'éclosion et la mise en pupe, et par suite parcourent trois stades. Cette donnée biologique, établie en 1861 par Leuckart pour les larves de muscides créophages, ne fut pas tout d'abord, il est vrai, étendue aux larves entomobies : après Barthélemy (57), qui avait attribué à une larve de Tachinaire indéterminé trois mues, Meinert (90*b*) distinguait encore chez *Ugimyia sericariæ* quatre stades larvaires [1] et Townsend (08), tout récemment encore, vient d'émettre la même idée au sujet de *Parexorista (Carcelia) Cheloniæ* [2]. Cependant le nombre trois a été retrouvé successivement dans nos recherches sur *Thrixion* (98) et *Meigenia* (02), dans celles de v. Meijere (04) sur les *Conopidæ*, et de Nielsen (09) sur tous les *Tachininæ* et les *Dexiinæ* qu'il a étudiés. Inutile d'ajouter que ce nombre s'est maintenu constant chez toutes les espèces étudiées dans le présent travail.

Morphologiquement, les stades larvaires sont très nettement caractérisés par les diverses formations chitineuses, telles que les plaques stigmati-

(1) Les *laminæ respiratoriæ status tertii*, op. cit., figure 4, ne peuvent être que des plaques stigmatiques du stade II, comme celles représentées figure 3. Les différences qui se remarquent entre ces deux figures sont du même ordre que celles qu'on rencontre souvent chez une même espèce et à un même stade.

(2) L'auteur a très exactement reconnu le stade I auquel la petite larve ressemble à ses congénères, le stade II auquel elle est presque dépourvue d'épines et le dernier stade durant lequel elle devient libre dans le corps de la chenille. Seulement il a été amené par ses idées particulières sur la cupule chitinisée de la gaîne — pour lui une cuticule spéciale de la larve — à intercaler un *pénultième stade*.

ques et l'armature buccale. NIELSEN vient de consacrer à ces différenciations locales de la cuticule et de ses dépendances un grand nombre de figures, qui constituent une importante contribution à la connaissance des espèces, et faciliteront la détermination de ces parasites, que l'on rencontre si souvent par unités isolées.

On s'est beaucoup moins occupé de la caractéristique physiologique, et on ne peut guère, en effet, s'attendre à voir les attributs de cet ordre varier par sauts brusques parallèlement aux changements cuticulaires. Il est très sûr néanmoins que si l'on compare d'un côté le premier stade et de l'autre le troisième, on ne peut qu'être frappé de leur différence au point de vue des phénomènes nutritifs. Le premier constitue une période de vie paresseuse et de croissance lente, durant laquelle la larve se nourrit peu et emmagasine peu, sa croissance en dimensions extérieures pouvant paraître considérable, mais étant plutôt comparable à une distension qu'à un remplissage. Le dernier se caractérise immédiatement comme un temps de vie très active et de croissance rapide, durant lequel la larve charge ses éléments trophiques — surtout les cellules adipeuses et les cellules intestinales — d'une énorme quantité de réserves, en même temps qu'elle amène l'ensemble de ses organes à leur état de complet développement. Le IIe stade est une période de transition se rapprochant davantage tantôt du Ier, tantôt du IIIe.

L'opposition entre ces deux états de l'activité physiologique générale se manifeste entre autres dans une résistance très inégale aux conditions défavorables du milieu. Les larves primaires sont comparables à ce point de vue à ces Batraciens des aquariums de laboratoire mal entretenus, que l'on a amenés par accoutumance à un état de vie ralentie et qui peuvent supporter sans inconvénient une longue inédie : comme eux elles vivent chichement, mais paraissent bien résister à une baisse éventuelle de l'alimentation. Les larves tertiaires sont comme ces mêmes animaux subitement soumis à un régime abondant et devenus incapables, une fois le mouvement trophique fortement lancé, de supporter un rationnement un peu sévère : elles ne peuvent vivre qu'en absorbant beaucoup. Lorsqu'une chenille passe brusquement à un état de vie ralentie, sous l'influence des conditions climatériques, par exemple, les parasites qu'elle héberge se montrent très inégalement sensibles à la suppression partielle de vivres qui en résulte pour eux, et — résultat en apparence paradoxal, que les remarques précédentes permettent néanmoins d'entrevoir — ce sont les plus misérables qui résistent le mieux. Dans un lot de 150 chenilles de *Chondrostega Vandalicia* chassées

à Uclés en janvier 1905, après une période prolongée de neige, et qui étaient abondamment infestées par *Tach. V.*, toutes les larves primaires se trouvaient en bon état, tandis que les larves secondaires et tertiaires étaient presque toutes mortes en place, dans leurs gaines. Celles-ci ayant été saisies par la crise lorsque leurs éléments anatomiques étaient déjà entrés dans une période d'échanges rapides, n'avaient pu s'adapter aux conditions nouvelles.

β. *Durées respectives des stades larvaires.*

Les espèces offrent à ce point de vue de très grandes différences. Quand le développement global est rapide, les trois stades peuvent prendre une importance à peu près équivalente, comme dans le cas de *Meigenia floralis* que nous avons eu l'occasion de signaler (02). Dans le cas contraire, ce sont en général les premiers stades, ou seulement l'un d'eux, tantôt le premier, tantôt le deuxième, qui se prolongent. Le stade I est particulièrement long chez *Compsilura* (quatre mois dans certaines chenilles de *Pieris*), *Tach. V.* (plus de deux mois), *Uclesia* (plus d'un mois), alors que les stades II et III pris ensemble durent peu.

Le stade II est généralement court. On le reconnaît à cette circonstance que, dans une chenille infestée par plusieurs larves contemporaines, on peut trouver en même temps les trois stades (*Cyrtophlebia ruricola, Tach. V.*) C'est un stade de transition, marqué surtout par l'établissement de conditions respiratoires mieux adaptées à un métabolisme actif. Pourtant, chez plusieurs espèces, c'est précisément celui-là qui se prolonge et devient la période de plus grande résistance (*Pelleteria prompta, Ceromasia rufipes*).

γ. *Durée du développement larvaire global.*

Elle dépend avant tout de conditions intrinsèques, c'est-à-dire de l'espèce elle-même. Réduite à quelques jours chez *Meigenia* (huit) et *Ptychomyia* (onze), que l'on peut appeler espèces à développement rapide, elle atteint plusieurs mois chez *Bigonichæta, Ceromasia rufipes, Echinomyia fera, Uclesia fumipennis*, qui doivent par opposition recevoir le nom d'espèces à développement lent. On voit, en comparant cette dernière donnée avec ce que nous avons dit plus haut au sujet de *Bigonichæta* et de *Ceromasia*, qu'un développement préembryonnaire précoce n'entraîne pas un développement embryonnaire rapide.

La durée du développement larvaire est en outre subordonnée à diverses conditions extrinsèques.

1. Tout d'abord à la nature de l'hôte. Cette influence est particulièrement sensible chez *Compsilura*, dont l'évolution se modèle en quelque sorte sur celle de la chenille qui l'héberge : rapide chez les *Acronycta* et les *Vanessa* où elle ne dure que quelques semaines, elle devient lente chez certains *Pieris* où elle peut atteindre plusieurs mois [1]. *Tricholyga major* se développe de même suivant un type rapide chez les *Vanessa* et suivant un type lent chez *Macrothylacia rubi*.

2. A l'état de prospérité ou de souffrance de l'hôte. La larve de *Tach. V.* accélère très sensiblement sa maturation lorsque la chenille de *Chondrostega* qu'elle habite est mal nourrie, et le fait nous paraît être général pour les espèces qui ne passent pas par une période de sarcophagie, c'est-à-dire pour celles que nous considérons comme les mieux adaptées à la vie parasitique. Elles vivent de graisse tant que leurs crochets buccaux peuvent en atteindre les réservoirs, puis de sang, mais quand celui-ci devient pauvre en matériaux nutritifs, par suite de l'épuisement de l'hôte, cette modification semble les déterminer à mettre fin, par une maturation précoce, à leur existence larvaire.

3. A la concurrence parasitaire. L'évolution est moins rapide, le parasite prend plus largement son temps et accumule une plus grande quantité de réserves lorsqu'il n'a pas, ou n'a que peu de commensaux. Le fait est manifeste chez *Winthemyia* vis-à-vis des commensaux de son espèce. Manifeste aussi chez *Compsilura* vis-à-vis des concurrents de son espèce ou d'espèces étrangères : lorsqu'il infeste au nombre de 4-5 exemplaires une chenille d'*Acronycta aceris*, il tue rapidement son hôte et l'abandonne pour s'empuper avant que la tache brune péristigmatique ou juxtastigmatique, qui se forme ordinairement lorsque la chenille ne loge qu'une ou deux larves, ait eu le temps d'apparaître (Vals près Le Puy-en-Velay, juillet 1901). S'il cohabite chez *Pieris* avec des microgastériens, il peut arriver que ces hyménoptères, plus précoces, abandonnent l'hôte encore vivant mais épuisé, tandis que la larve de *Compsilura* est encore au stade I. Dans ce cas elle accélère sa double mue et accomplit son œuvre de sarcophagie sur la chenille, au lieu d'attendre la chrysalidation, comme c'est le cas normal chez cet hôte (Sarria, décembre 1906).

[1] Nous l'avons observée en mars dans des chrysalides de *Pieris* récoltées en novembre (Sarria, 1907).

4. A la saison enfin et tout spécialement à la température. Dans un lot de chrysalides de *Pieris* récoltées en automne, dont les unes sont indemnes, les autres infestées par *Compsilura*, il se fait un partage : quelques papillons éclosent avant l'hiver, leur évolution continuant à suivre le type estival, mais d'autres retardent leur éclosion jusqu'au printemps. Or, le parasite fait exactement de même : quelques individus achèvent en quelques jours leur développement larvaire et sortent pour s'empuper, tandis que d'autres ne sortiront qu'à la fin de l'hiver ou au printemps (Sarria).

c. Développement nymphal.

α. *Distinction de deux types de développement nymphal chez une même espèce.*

Lorsqu'on recueille en nombre des pupes d'une même espèce et sensiblement de même âge, il arrive fréquemment que le lot se partage en deux parties : quelques exemplaires évoluent rapidement et la mouche paraît après quelques jours, ou tout au plus après quelques semaines; les autres évoluent lentement et c'est seulement l'année suivante, en général au printemps, que la mouche éclôt. Le développement nymphal se trouve ainsi dédoublé en un type rapide ou ordinaire et un type lent; celui-ci répond manifestement à une adaptation biologique dont le but est d'assurer la conservation de l'espèce pendant la saison rigoureuse et peut recevoir le nom de type d'hivernage [1].

On observe ce double type de nymphose chez *Bigonichœta setipennis*, *Cyrtophlebia ruricola*, *Thrixion Halidayanum* (Tavares, 06), *Gymnosoma rotundatum* [2] et, probablement, on le retrouvera chez beaucoup d'espèces, peut-être chez la totalité des espèces adaptées à un seul hôte ou à un petit nombre d'hôtes *(monophages* ou *oligophages)* [3]. Par contre nous n'avons observé qu'un type simple, bien qu'éminemment élastique, chez *Compsilura*, espèce *polyphage* par excellence.

[1] C'est peut-être à l'état de pupe que les muscides supportent le mieux le froid, ainsi qu'il résulte des observations de Roubaud (08) sur *Glossina palpalis* R. D.

[2] Kunckel (79) a mentionné le type lent, et nous avons observé nous-même le type rapide.

[3] L'existence du double type de nymphose a été sommairement énoncée pour une espèce non déterminée dans notre communication préliminaire sur *Meigenia* (02) et confirmée depuis pour *Thrixion* par Tavares, pour *Tachina larvarum* par Nielsen (09).

La nymphose d'hivernage apparaît ainsi comme le moyen qui permet aux parasites oligophages d'attendre annuellement le retour de leurs hôtes de nécessité. Là est la réponse à la question que nous nous étions posée à propos de *Thrixion* (98), de savoir si, en automne et en hiver, cette mouche parasiterait d'autres hôtes que les phasmes.

Pour les espèces polyphages, les conditions sont assez différentes. La spécialisation parasitique n'y est pas aussi étroite et, les hôtes de suffisance étant nombreux et de types divers, les mouches peuvent en trouver, pour leur confier leur progéniture, à toutes les époques de l'année. Le mécanisme de la conservation de l'espèce ne repose plus ici sur un dédoublement du type d'évolution, qui n'aurait pas d'utilité, mais sur la multiplicité et la diversité des hôtes.

Considéré en lui-même, ce dédoublement est une particularité biologique fort remarquable. On ne voit pas bien pourquoi, sur la totalité des individus correspondant à une même date d'empupage et soumis aux mêmes conditions actuelles, quelques-uns sont frappés, à l'exclusion des autres, d'un ralentissement d'évolution à la suite duquel on aura deux dates d'éclosion si distantes. Quoi qu'il en soit, c'est une particularité probablement très répandue. Chez plusieurs de nos espèces, nous avons constaté soit une nymphose rapide (*Meigenia*, *Blepharidea*), soit une nymphose lente (*Hyria*, *Siphona*, *Tach. V.*), qui font probablement partie d'un cycle dédoublé, dont le terme complémentaire est à découvrir.

β. *Variations de faible amplitude.*

En plus des variations de grande amplitude, qui paraissent être propres à une catégorie d'espèces, il en existe d'autres de faible amplitude communes à toutes, et pouvant porter sur les types simples comme sur les types dédoublés. Celles-ci dépendent surtout de la température et, plus généralement, de la saison. Chez *Compsilura*, dont il suffit d'apporter l'exemple, les durées observées ont été de 13-17 jours en été (Vals, Gemert), de 18-19 jours en automne (Sarria) et de 30-60 en hiver (Sarria).

Ces résultats sont à rapprocher de ceux de Vaney et Conte (03), qui ont trouvé, pour la durée de la nymphose chez *Degeeria funebris* Meig., trois semaines à la température du laboratoire et huit jours à 35°.

Il y a toutefois un optimum de température au dessus duquel on atteint

bientôt la limite de résistance. A cet égard, nos observations confirment celles de Roubaud (08) sur *Glossina palpalis*, savoir qu'une exposition un peu prolongée au soleil tue les pupes.

D. Influence de l'hôte sur les caractères morphologiques du parasite.

a. Variations générales de la taille par rapport au type ordinaire.

Il existe, dans les espèces à larves parasites, des races de taille notablement supérieure à celle du type, dont l'origine n'est autre que leur parasitisme chez des hôtes où elles trouvent une surabondance de ressources alimentaires.

Tel est le cas d'un *Meigenia floralis* qui infeste, aux environs du Puy, une larve de coléoptère phytophage très dodue (*Timarcha?*), tandis que le *M. floralis* type parasite des larves de *Crioceris*, beaucoup plus petites. Les dimensions de la première forme sont très supérieures, à tous les stades du cycle évolutif, à celles de la seconde; les œufs mesurent 800 μ au lieu de 600 et la mouche, soumise à l'examen d'un savant spécialiste, a été considérée par lui comme *M. floralis v. major* (ined.). Mais les différences de taille sont les seules que nous ayons pu reconnaître. La durée de l'évolution larvaire a été plus longue que pour le type, ce qui est conforme à la loi ci-dessus indiquée.

Inversement, il peut exister des races naines ayant pour point de départ le parasitisme chez un hôte plus grêle que celui du type. Nous en verrions volontiers un exemple dans le *Thrixion halidayanum*.

Nous ne connaissions cette espèce que des femelles de *Leptynia hispanica* Bol. et de *Bacillus gallicus* Charp. Tavares (06) a découvert, chez une petite variété portugaise de *Leptynia attenuata* Pant., la *v. Barretii* Tav., un parasite infestant de préférence les mâles, que l'auteur s'abstient d'identifier catégoriquement avec le *Thr. halidayanum*, mais qui ne peut être que lui. Cette découverte est intéressante, en ce qui regarde le parasitisme chez des mâles, non seulement parce qu'elle réduit à néant les considérations bien inutiles que nous avions cru devoir faire, à propos du caractère substitutif de la castration parasitaire chez *Leptynia* [1], mais aussi parce qu'elle nous

[1] Ce caractère ne pourrait plus être soutenu qu'au moyen de rapprochements forcés et sans signification.

montre le parasite dans des conditions de subsistance toutes nouvelles, et conduisant à des mouches beaucoup plus petites que le type ordinaire : c'est à peu de chose près un cas inverse de celui du *Meig. floralis v. major*.

b Diminution individuelle de la taille.

Les variations qui viennent d'être signalées, celles du moins qui regardent le *Meigenia*, semblent avoir la valeur des caractères de race et se transmettre par hérédité. D'autres demeurent individuelles et ne retentissent pas sur la reproduction, si ce n'est quantitativement, pour modifier le nombre des germes.

On en trouve des exemples dans tous les cas où de nombreux individus de la même espèce vivent dans le même hôte et parviennent au terme de leur évolution. Il y a toujours alors des retardataires qui sont encore loin de leur taille normale quand les vivres vont leur manquer, accaparés par les plus avancés; il se peut néanmoins qu'ils puissent accélérer leur maturation en utilisant quelques restes et s'empuper, mais la pupe et plus tard la mouche demeurent tellement au-dessous du type ordinaire qu'au premier coup d'œil on les rattacherait à une autre espèce (*Compsilura*, *Uclesia*).

Des larves vivant par unités, mais chez des hôtes accidentellement incapables de les conduire à leur taille normale, peuvent de même donner des imagos extrêmement petits (*Echinomyia fera*).

c. Les conditions de l'hôte influent-elles sur le développement des ailes?

Dans l'intéressant travail cité plus haut, Tavares signale un autre effet d'une alimentation insuffisante chez les parasites des *Leptynia* mâles, savoir l'absence d'ailes. A prendre cette absence dans toute la rigueur du terme, ce serait un phénomène fort curieux, que nous n'avons pas remarqué dans nos espèces.

S'il s'agit d'ailes existantes mais qui ne parviennent pas à se défroncer, nous serions porté à y voir un accident qui se produit en effet dans les élevages de mouches, mais relève, dans les cas connus de nous, de causes immédiatement assignables sans remonter au parasitisme.

Le défroncement des ailes est un acte subordonné à tous ceux qui tendent à mettre la jeune mouche en état de liberté, et par suite à la résorption de l'ampoule frontale, instrument mécanique de tous les travaux accomplis pour cela; aussi peut-on remarquer qu'il est différé tant que la

mouche lutte pour se libérer [1]. Si, à sa sortie du puparium, elle se voit enfermée dans un récipient d'assez petites dimensions, tels que sont souvent les tubes d'élevage, nous l'avons vue se comporter, suivant les cas, de deux façons différentes. Tantôt, après quelques tentatives infructueuses pour sortir, elle prend position sur un support, comme si elle se résignait à un état de liberté relative, résorbe son ampoule, ce qui la met dans l'impossibilité de faire désormais un effort pour triompher d'un obstacle quelconque et défronce ses ailes. D'autres fois, au contraire, elle continue les tentatives d'évasion jusqu'à épuisement de ses forces et meurt les ailes ramassées comme au moment de l'éclosion.

Les choses se passent de la même manière dans un cocon résistant de chenille, lorsque l'empupage a eu lieu à son intérieur, comme il arrive fréquemment pour *Uclesia*. Les mouches ne parviennent pas toujours à forcer cette seconde barrière et finissent par mourir l'ampoule saillante et les ailes ramassées.

---

[1] L'ampoule ne se montre exsertile qu'autant que l'hémolymphe demeure accumulée dans la tête, et les ailes ne peuvent se défroncer que si cette même masse liquide est poussée dans les espaces lacuneux qu'elles comprennent dans leur épaisseur.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS LES PLUS GÉNÉRALES.

Prise de possession de l'hôte.

1. Bien que le parasitisme des diptères entomobies ne soit guère moins diversifié dans la manière d'exploiter l'hôte que dans celle de l'envahir, c'est néanmoins celle-ci qui semble particulièrement propre à le caractériser et qui peut servir, par suite, à distinguer des groupes parasitiques.

2. En adoptant cette base, et donc en tenant compte à la fois de la conformation de l'œuf et de l'appareil femelle, très étroitement relationnés avec la prise de possession de l'hôte, en ayant égard au caractère intra-, ou extra-maternel du développement embryonnaire et aux particularités biologiques ou éthologiques de l'introduction de la jeune larve, on peut distribuer l'ensemble des espèces étudiées en dix groupes distincts (Ch. I).

3. Chacun de ces groupes répond à un type particulier de parasitation, mais les espèces qui le constituent peuvent être très diverses par l'ensemble de leurs affinités (effet de convergence par adaptation parasitaire).

Exploitation de l'hôte.

a. Sarcophagidæ (Miltogrammidæ ?).

4. Un premier système, propre jusqu'ici aux *Sarcophagidæ* et probablement aux *Miltogrammidæ*, consiste en ce que la larve parasite, après s'être introduite de vive force dans le corps de l'hôte, erre librement parmi ses viscères, sans contracter avec eux de relation spéciale; durant toute son existence entomobie, elle s'alimente d'hémolymphe et de réserves adipeuses, respire au moyen de l'air dissous dans les liquides où elle baigne et ne perfore la peau que pour aller s'empuper au dehors. Ce mode d'existence, très comparable à celui des larves d'hyménoptères endoparasites, est surtout remarquable par l'adaptation du métabolisme général et de la fonction respiratoire en particulier : le parasite vit dans son hôte à peu près comme

vivent les organes de celui-ci, aux dépens des réserves et de l'oxygène dissous dans l'hémolymphe.

b. Conopidæ.

5. Les larves des *Conopidæ* se comportent comme les précédentes, à cela près qu'elles montrent une plus grande exigence vis-à-vis de l'oxygène, et se mettent en rapport avec l'air extérieur en maintenant leur appareil stigmatique accroché au système trachéen de l'hôte.

c. Tachinidæ.

6. Dans la grande sous-famille des *Tachinidæ*, la larve se montre encore plus avide d'oxygène gazeux, et contracte, pour l'atteindre directement, des rapports très caractéristiques : durant une période plus ou moins considérable de son existence entomobie, parfois durant toute cette existence, elle maintient ses stigmates postérieurs contre un *soupirail* pratiqué dans la peau *(soupirail cutané)*, ou dans le système trachéen *(soupirail trachéen)* de son hôte, et y provoque le développement d'une *gaîne de fixation*.

7. Le soupirail peut être simplement le trou de prise de possession, un orifice pratiqué par la larve de dehors en dedans, au moyen de son armure buccale *(soupirail cutané primaire)*; mais c'est souvent une perforation distincte, produite de dedans en dehors, dans un mouvement de recul et au moyen de l'armature des stigmates postérieurs (*soupirail secondaire*, *cutané* ou *trachéen*). Parfois un stigmate de l'hôte contre lequel le parasite applique ses propres stigmates tient lieu de soupirail.

8. La gaîne de fixation constitue, autour du parasite, une poche plus ou moins complète, et comprend fondamentalement une couche chitineuse interne et une couche cellulaire externe, en continuité respectivement avec la couche chitineuse et la matrice chitinogène des lèvres du soupirail. On doit distinguer des *gaînes primaires*, toujours cutanées, et des *gaînes secondaires*, pouvant être cutanées ou trachéennes, suivant la nature du soupirail correspondant. L'adjonction d'organes foulés et en dégénérescence complique souvent les gaînes de fixation, surtout les gaînes secondaires.

9. Un soupirail primaire suppose que la larve s'est introduite d'elle-même en perforant la peau de son hôte, mais sans tomber tout à fait dans la cavité générale. Un soupirail secondaire n'implique par lui-même aucun mode particulier d'introduction, mais présuppose une période de vie

errante parmi les viscères de l'hôte, période dont les débuts peuvent être interrompus par un séjour temporaire à l'intérieur d'un organe particulier : ganglion nerveux, intestin, muscle, gonade....

10. Dans quelques espèces la larve s'alimente, durant toute son existence entomobie, de sang seul (hémophagie : *Thrixion*), ou à la fois de sang et de réserves adipeuses (hémo-stéatophagie : *Gymnosoma*, *Bigonichaeta*, *Hyria*...); elle ne semble pas abandonner de déjections, sauf, tout au plus, au moment où elle va s'échapper.

11. Chez le plus grand nombre, le régime change subitement à une certaine époque du IIIe stade larvaire, lorsque le parasite entre dans une phase de croissance rapide, la stéatophagie faisant place à une sarcophagie décidée; le parasite sort de sa gaîne pour devenir libre parmi les viscères de l'hôte qu'il ravage rapidement; il abandonne alors d'abondantes déjections.

12. La période de séjour temporaire à l'intérieur d'un organe est marquée par un régime un peu spécial. Les substances provenant de l'histolyse des éléments mortifiés peuvent sans doute être utilisées par le parasite, mais il paraît se nourrir surtout et respirer comme feraient les éléments anatomiques dont il tient la place, aux dépens des plasmas qui filtrent jusqu'à lui (plasmophagie). La raison d'être de l'habitat intra-organique ne doit pas être cherchée dans un régime spécialement raffiné, mais dans les avantages d'une protection plus complète et d'un approvisionnement nutritif plus riche, spécialement dans une distribution plus abondante d'oxygène [1].

13. La période de séjour dans une gaîne complète, qui isole le parasite des viscères de l'hôte, mais demeure physiologiquement perméable, correspond également à un régime de plasmophagie, mais le cas diffère du précédent en ce que les échanges respiratoires portent ici sur l'air gazeux.

14. Les espèces qui ne deviennent pas sarcophages abandonnent leur hôte sans en amener directement la mort. La sortie peut se faire à reculons et par le soupirail (*Thrixion*), mais le plus souvent elle a lieu par une déchirure pratiquée dans le tégument au moyen de l'armure buccale; cette lésion s'ajoute à l'épuisement parasitaire général pour compromettre gravement l'existence de l'hôte (*Gymnosoma*, *Hyria*...). Le parasite évadé s'empupe sous un abri quelconque, ou dans la terre.

[1] La condition privilégiée des centres nerveux, au point de vue respiratoire, se manifeste notamment par la présence de remarquables cellules trachéolaires, dont quelques-unes à *noyau perforé*.

15. Parmi les espèces qui deviennent sarcophages, quelques-unes s'empupent dans la dépouille grossièrement vidée de leur victime, les autres s'échappent par une déchirure qu'elles y pratiquent pour aller s'empuper au dehors; on en trouve qui se comportent indifféremment de l'une ou l'autre manière.

Dégâts parasitaires et réaction défensive dans le parasitisme intra-organique.

a. Cas du parasitisme intranerveux

16. Les coupes d'un ganglion parasité montrent la larve dans une logette ou kyste résultant d'une destruction locale de cellules, non d'un simple écartement. Rien ne prouve pourtant que les cellules aient été dévorées comme telles, il est bien plus vraisemblable qu'elles ont dégénéré à la suite de meurtrissures et de foulages qui ont dû s'étendre de proche en proche.

17. A cette action du parasite les cellules diverses constituant le centre nerveux ne répondent pas de la même manière. Pour les cellules conjonctivoïdes sous-névrilématiques et les cellules intercalaires profondes, la dégénérescence n'est pas limitée à la zone qui entoure immédiatement le kyste, mais s'irradie plus ou moins au delà; c'est surtout remarquable pour les grandes cellules intercalaires profondes (pigmentaires, chez diverses espèces) que l'on trouve parfois en pleine dégénéresrence au milieu d'un massif de cellules ganglionnaires saines. Celles-ci maintiennent le mieux leur intégrité; les destructions y sont à peu près limitées au voisinage immédiat du kyste et le mouvement de multiplication cinétique, caractéristique de certains éléments nerveux, chez les larves métaboliques, n'est pas arrêté, si même il n'est pas activé par la réaction défensive; cette réaction amène d'ordinaire la réintégration complète de l'organe, lorsque le parasite abandonne ce site de première élection, et le phénomène paraît marcher très vite.

b. Cas du parasitisme intra-intestinal.

18. Une lutte manifeste s'établit entre les actions destructives du parasite (compressions, lésions mécaniques par les harpons péristigmatiques ou les crochets buccaux) et une réaction régénérative très nette, l'une et l'autre s'irradiant par voie centrifuge à partir du centre de dévastation et pouvant s'étendre à tout l'intestin.

19. Aux débuts de la lutte, la réaction défensive comporte un fonctionnement très actif des cellules épithéliales de remplacement. Les coupes montrent alors, au-dessous des cellules malades, des cellules jeunes tendant à se disposer en série, qui s'accroissent en hauteur en les repoussant. Cet état de choses paraît correspondre à une période pendant laquelle la réaction défensive conserve l'avantage.

20. Lorsque les dégâts s'aggravent, les cellules de remplacement ne se montrent plus en séries régulières, mais montent sans ordre, par groupes isolés, à travers les corps cytoplasmiques des cellules malades et sont bientôt frappées elles-mêmes de dégénérescence, avant d'avoir atteint leur forme et leurs dimensions définitives; les noyaux, surtout ceux des cellules anciennes, subissent des altérations structurales, montent vers la périphérie et finissent par être expulsés dans la lumière intestinale, tandis que les corps cellulaires se vacuolisent et se liquéfient sur place.

c. Cas du parasitisme intratesticulaire (castration parasitaire directe).

21. La presque totalité des éléments anatomiques finit par être détruite, non point sous les morsures directes du parasite, qui paraissent toujours très limitées, mais en succombant dans une lutte toujours fatale, dont le champ s'étend par irradiation progressive; leur destruction, même dans ce cas communément appelé *castration parasitaire directe*, a un caractère prononcé de dégénérescence indirecte (on peut trouver des éléments normaux au voisinage immédiat du parasite, d'autres, situés plus loin, étant en pleine désagrégation).

22. La dégénérescence finit par donner un magma granuleux où persistent longtemps des noyaux fortement gonflés et altérés dans leur structure.

23. Les cellules sexuelles sont particulièrement labiles et disparaissent rapidement sans laisser de traces reconnaissables. Les cellules d'enveloppe ou de cyste paraissent lutter plus longtemps, rétractent leurs expansions et se tuméfient comme si elles utilisaient, en s'hypertrophiant, les matériaux de désagrégation des cellules sexuelles.

d. Cas du parasitisme intramusculaire.

24. L'introduction du parasite dans une fibre musculaire entraîne une destruction locale directe de la structure (piochage au moyen du croc buccal

et foulage général); l'irritation pathologique consécutive tend à s'irradier avec une lenteur relative, la cellule pouvant montrer longtemps des parties d'aspect normal, à côté d'autres complètement histolysées, où le parasite plonge dans une matière granuleuse.

25. Les noyaux d'une même fibre montrent une résistibilité très inégale. Les plus jeunes (forme arrondie, taille petite, chromatine réticulaire) maintiennent encore leur intégrité quand déjà les plus âgés (forme allongée, chromatine morcelée) sont sérieusement atteints. L'altération débute par une tuméfaction générale et un morcellement de l'élément chromatique. Souvent il survient des divisions directes; les noyaux finissent par devenir flottants dans le magma histolytique.

26. L'altération de la substance contractile semble débuter par la disparition de la striation transversale, d'où un aspect fibrillaire qui se conserve assez longtemps, ainsi qu'une colorabilité rappelant celle de l'état normal; des bandes de substance ainsi modifiée courent entre les séries de noyaux en affectant une allure de plus en plus irrégulière et finissent par perdre toute trace de structure.

Réaction défensive manifestée par le développement des gaînes de fixation.

a. Cas des gaînes cutanées primaires.

27. La structure fondamentale d'une gaîne primaire, telle du moins qu'elle se montre dans la région proximale, tend à faire envisager cette poche comme le résultat d'une invagination des lèvres du soupirail, invagination où se conserveraient les deux facteurs anatomiques du tégument : matrice chitinogène et couche chitineuse. L'invagination a le caractère d'une formation pathologique réactionnelle, développée en réponse à l'irritation résultant de la morsure et du foulage du parasite. L'état pathologique s'y manifeste en général : 1° par le changement de forme, la pullulation et l'amoncellement désordonné des éléments; 2° par une hyperproduction de substance chitineuse ayant de la tendance à se répandre en couche irrégulière autour du parasite; 3° par une hyperproduction d'oxydases amenant un brunissement inégal et par places de la chitine; 4° par des dégénérescences plus ou moins marquées et généralisées, suivant les régions.

28. Dans la région distale, la couche cellulaire sous-chitineuse prend souvent une épaisseur très irrégulière et se complique par l'englobement de formations étrangères (lobes adipeux, muscles, tubes de Malpighi...); elle semble pouvoir s'interpréter alors avec une vraisemblance presque égale soit comme le résultat d'une pullulation épidermique, soit comme une accumulation et une fixation d'amibocytes. Dans le premier cas on aurait affaire à une sorte de formation néoplasique rappelant un épithélioma, dans le second à un phénomène d'inflammation proprement dite. La première manière de voir rendrait mieux compte de la présence de la chitine, la seconde serait sans doute plus conforme aux faits généraux observés ailleurs. Il n'est pas impossible qu'une pullulation néoplasique et une accumulation inflammatoire se superposent dans le phénomène total et tendent à lui imprimer, suivant leur prédominance occasionnelle, leurs traits propres.

29. Dans quelques cas (gaîne formée chez une chenille de Noctuide autour d'*Echinomyia fera* très jeune, chez la larve de *Nematus ribesi* autour de *Ptychomyia selecta* même âge), la couche sous-chitineuse est formée d'une assise unique de cellules maintenant très longtemps leur caractère manifeste de cellules tégumentaires et chitinisant abondamment.

b. Cas des gaînes cutanées secondaires développées chez les chenilles, ou chez d'autres larves.

30. Chez *Spintherops*, la gaîne secondaire développée autour de *Cyrtophlebia* se présente comme une invagination ou une réflexion sur le parasite de la chitine tégumentaire jeune (les strates anciennes forment, sans se réfléchir, les bords déchiquetés du soupirail) et de l'épithélium correspondant. La couche chitineuse s'étend très loin sur le parasite et peut l'envelopper entièrement. La couche cellulaire se disloque bientôt à partir de la région proximale, et n'est plus représentée, sur une étendue plus ou moins considérable, que par des éléments de nature douteuse (néoplasiques? inflammatoires?). La dépouille exuviale de la larve I forme une doublure enclavée dans la couche chitineuse, près du soupirail. Un tel état de choses s'explique le mieux en admettant que la chitine est élaborée au voisinage même du soupirail par les cellules d'aspect à peu près normal, qui forment là la partie réfléchie de l'épithélium; en réponse à l'irritation parasitaire, ces cellules entreraient en hyperactivité et l'excès de chitine, au lieu de se solidifier sur place, s'écoulerait autour du parasite, en entraî-

nant peut-être les éléments du bourrelet néoplasique disloqué. Le processus rappellerait pour le fond le mode de production d'une *membrane péritrophique*.

31. Chez la larve de *Crioceris*, la gaîne secondaire formée autour de *Meigenia floralis* ne diffère de la précédente que par des circonstances de détail. Le constitutif principal de la formation est toujours une coulée de chitine pathologique, brunissante par places (présence d'oxydases), imputable à la partie réfléchie de l'épithélium qui avoisine le soupirail. Cette coulée fort irrégulière se délamine en plusieurs feuillets, dont l'un forme le revêtement interne de la gaîne, l'autre ou les autres s'insinuant, comme des infiltrations, entre des débris d'organes foulés et dégénérés, et le tout constituant un manchon irrégulier et hétérogène. Parmi ces restes d'organes, il faut surtout mentionner ceux du lobe adipeux où la jeune larve est généralement nichée, lors du percement du soupirail secondaire.

c. Cas des gaînes cutanées secondaires développées chez des Insectes adultes.

32. Essentiellement du même type. La coulée de chitine est lamelleuse, la couche cellulaire apposée généralement peu importante et très disloquée.

33. La gaîne développée chez les phasmes autour de la larve de *Thrixion* est très réduite, elle ne forme guère qu'une collerette autour du tubercule stigmatifère du parasite. La couche cellulaire semble dériver d'un bourrelet néoplasique, plutôt que d'un amas phagocytaire.

d. Intervention des cellules migratrices.

34. Bien qu'il soit très difficile en général de se prononcer sur l'origine de la couche cellulaire apposée à la couche chitineuse, dans la gaîne de fixation, il ne manque pas d'exemples où la présence de cellules migratrices ne saurait guère y être mise en doute. Tel est le cas d'une gaîne primaire formée chez une chenille de Noctuide autour d'*Ech. fera*, où l'on trouve une couche conjonctivoïde comprise entre deux feuillets chitineux, et indépendante de la couche épithéliale simple qui tapisse extérieurement toute la chitine.

e. Structure de la couche chitineuse de la gaîne comparée à la structure d'une cuticule tégumentaire.

35. Une cuticule tégumentaire normale peut être considérée comme ayant deux facteurs de structure : une sorte de squelette constitué par un

plateau strié (bordure en brosse), ou par un réticulum régularisé, assez analogue à la charpente d'une fibre musculaire striée, et un ciment d'union. Ces deux facteurs paraissent être dissociables; la couche chitineuse de la gaîne ne serait pas autre chose, dans les cas où on ne peut admettre sa formation sur place, qu'une coulée plus ou moins désordonnée de la substance unissante.

f. Gaîne de fixation des Tachinaires et fourreau des Entonisciens.

36. Dans aucun des cas jusqu'ici connus, la gaîne même complète des Tachinaires ne peut être mise en avant comme une preuve d'un ectoparasitisme interne comparable à celui des Entonisciens.

Manifestations éventuelles de la réaction défensive dans l'organisme infesté.

37. Les phagocytes de l'organisme infesté sont toujours inactifs vis-à-vis des parasites normaux. Ils interviennent : 1° dans les cas d'infection microbienne par le soupirail, en englobant activement les bactéries; 2° dans divers incidents anormaux de la vie parasitique, en se fixant sous forme de manteau conjonctivoïde sur des parasites malades, ou morts, ou sur les dépouilles exuviales. Ces interventions ont un caractère plutôt exceptionnel.

Instinct maternel dans la distribution des germes.

38. Parmi les mouches qui collent leurs œufs sur le corps de l'hôte, quelques-unes semblent proportionner leur ponte à la taille de celui-ci, tandis que d'autres lui confient un excès de germes souvent considérable.

39. Le gaspillage apparent, dans ce second cas, doit être interprété comme un sacrifice profitable, en général, à l'espèce : la possession définitive de l'hôte devant demeurer au plus robuste des parasites concurrents, elle se conservera par la survivance de ses meilleurs représentants. Mais il arrive aussi que l'accumulation excessive des jeunes larves chez un même hôte détermine à la fois sa mort prématurée et, par suite, celle de tous les parasites; le bénéfice alors est d'ordre plus élevé, et doit être cherché dans la loi de limitation mutuelle des espèces trop envahissantes. Des faits de même ordre s'observent chez les espèces larvipares.

40. Quelques essais tendant à déjouer l'instinct maternel, en substituant aux hôtes ordinaires d'autres insectes, montrent que la souplesse de cet instinct est très réelle, mais limitée.

Lutte entre les concurrents.

41. Les cas sont très fréquents où les larves présentes chez un même hôte, quel qu'ait été leur mode d'introduction, sont plus nombreuses que celles qu'il peut nourrir. L'élimination des surnuméraires est souvent le résultat d'une lutte directe se livrant à une époque déterminée, et pour laquelle les combattants sont très spécialement armés *(Sturmia)*; d'autres fois elle a lieu par voie indirecte : soit mécaniquement, par la compression et l'écrasement des plus faibles; soit physiologiquement, par accaparement des vivres ou altération du milieu.

Cycle évolutif.

42. Le développement des cellules sexuelles est d'une précocité très inégale chez les diverses espèces : chez la plupart aucun ovocyte ne possède, à l'éclosion de la mouche, sa forme et sa grandeur définitives; chez quelques-unes *(Bigonichæta setipennis, Ceromasia rufipes, Thrixion Halidayanum)* plusieurs — probablement tous ceux qui représentent la portée effective — sont prêts à descendre dans l'utérus. Le développement embryonnaire proprement dit peut s'effectuer suivant un type rapide, comparable à celui des muscides communes (*Meigenia*), ou un type lent (*Tricholyga*).

43. Il existe chez toutes les espèces étudiées trois stades larvaires correspondant, chacun, à un physiologisme très distinct, ne comportant pas néanmoins des variations aussi brusques que celles des attributs morphologiques. Le premier stade constitue une période de vie paresseuse et de croissance lente; le dernier une période de vie active, de croissance rapide et d'accumulation de réserves; le deuxième est en général une époque de pure transition et, comme tel, dure peu; chez quelques espèces, néanmoins, il participe des caractères du premier et se prolonge. Le stade III est généralement le plus court, sauf chez les espèces à développement global rapide.

44. La durée du développement larvaire global dépend avant tout de conditions intrinsèques : il y a des espèces à développement rapide (*Mei-*

genia, Ptychomyia...) et des espèces à développement lent (*Bigonichæta, Ceromasia rufipes, Echinom. fera, Uclesia...*). Elle dépend aussi de conditions extrinsèques : nature de l'hôte, son état général de prospérité ou de souffrance, concurrence parasitaire (le parasite prend plus largement son temps quand il n'a pas, ou n'a que peu de concurrents), saison....

45. Les espèces oligophages possèdent un double type de développement nymphal : un type rapide, de quelques jours ; un type lent, de plusieurs mois. Ce dernier est un type d'hivernage permettant à l'espèce d'attendre la réapparition de l'hôte ou des hôtes de nécessité.

46. Les espèces très polyphages semblent avoir un type de nymphose simple (non dédoublé), mais éminemment élastique.

Influence de l'hôte sur le développement du parasite.

47. Il semble exister, chez les espèces à larves parasites, des races caractérisées par une taille supérieure ou inférieure à la normale, dont l'origine n'est autre que leur parasitisme chez des hôtes plus grands ou plus petits (*Meigenia, Thrixion*).

48. Dans l'espèce typique elle-même, ou dans une même variété, il existe d'énormes variations individuelles de la taille, tenant aux conditions de l'existence parasitique.

Définition de quelques termes employés dans cette étude.

Appareil pneumatique ou **respiratoire**, ensemble des parties du chorion spécialement structurées en vue de la respiration de l'embryon, envahies par l'air gazeux à partir d'une certaine époque; c'est une généralisation du terme appliqué par LEYDIG au *polygonage aérifère*, FIG. **17***B*; les *plages aérifères continues*, FIG. **33**, **39**, et les *cryptes respiratoires*, FIG. **2**, *cr*, sont d'autres formes du même appareil.

Cellules conjonctivoïdes (**cellules sous-névrilématiques**), éléments non nerveux formant l'assise périphérique des centres nerveux des insectes, mais ne pénétrant pas parmi les cellules ganglionnaires, FIG. **57**, *csn*.

Cellules intercalaires (**cellules profondes** ou **de soutien**), éléments non nerveux situés entre les cellules conjonctivoïdes et les cellules ganglionnaires ou parmi celles-ci, pigmentifères chez quelques espèces, FIG. **54**, **57**, *cs*.

Conducteur micropylaire, amas d'apparence muqueuse surmontant le micropyle chez un grand nombre d'espèces et constituant un obturateur physiologiquement perméable aux spermies, FIG. **4**, **11**, **32**....

Coquille déhiscente, celle que la jeune larve fait éclater suivant des lignes ou des sutures indiscernables avant l'éclosion, mais nettement définies, FIG. **3**; il existe des coquilles non déhiscentes d'où la larve doit sortir par perforation, FIG. **7**, **8**, et d'autres qu'elle fait éclater suivant une simple déchirure (coques minces, FIG. **17-22**, **32-39**...).

Entomolymphe, liquide incolore sécrété par les cellules chitinogènes et comme injecté dans les espaces intracuticulaires où plongent certains éléments sensitifs, ou entre l'ancienne cuticule et la nouvelle au moment de la mue, lorsqu'il n'existe pas de glandes ecdysiques spéciales, comme chez les muscides; dans la monographie du *Thrixion*, ce liquide a été désigné sous le nom d'*ostracolymphe*, plus conforme à la terminologie de HUXLEY, mais pouvant prêter à confusion.

Gaîne de fixation primaire, poche développée par voie réactionnelle autour de la larve parasite lorsqu'elle maintient ses stigmates postérieurs contre le trou de pénétration (*soupirail primaire*), figures du texte pages 108, 109 et FIG. **65**, **83** (le *siphon respiratoire* de KÜNCKEL correspond à la partie proximale de certaines gaînes allongées, pouvant être primaires ou secondaires); une gaîne primaire est toujours cutanée.

Gaîne de fixation secondaire, cette poche lorsque le parasite applique ses stigmates contre un orifice pratiqué de dedans en dehors dans la peau (*soupirail secondaire cutané*), ou dans une trachée de l'hôte (*soupirail secondaire trachéen*), FIG. **71**, **75** et figures du texte pages 122, 123 ; une gaîne secondaire est cutanée ou trachéenne.

Inoculateur d'œufs, organe chitineux formant la terminaison extérieure de l'ovipositeur et servant à porter en place, dans le corps de la victime, l'œuf du parasite ; dans le groupe de *Compsilura concinnata*, il est comparable à une aiguille creuse de chitine, FIG. **44**, *i*, et **47**.

Larve primaire, secondaire, tertiaire (**larve I, II, III**), larve aux stades I, II, III. Les recherches actuelles établissent nettement sur l'exemple de *Meigenia floralis* que, chez les muscides, l'exuviation de la membrane vitelline se fait suivant le même mécanisme que l'ecdyse, avec intervention de l'entomolymphe *le*, FIG. **7**, et a par conséquent la valeur d'une mue contemporaine de l'éclosion; néanmoins, pour ne pas modifier le langage reçu, on n'a tenu compte que des deux mues intercalées entre l'éclosion et l'empupage et considéré la vie larvaire proprement dite comme divisée en trois tronçons. D'autre part, l'existence d'espèces comme *Meigenia floralis*, *Sturmia pupiphaga*, qui offrent à des stades déterminés des attributs morphologiques nettement spécialisés en vue de la lutte de concurrence parasitaire, justifie l'adoption des termes « larve primaire, secondaire... » en usage pour les parasites dits à hypermétamorphoses et reposant sur un fondement tout pareil; ces désignations peuvent être maintenues, mais à la condition de ne pas être restreintes à un groupe, ou à une particularité d'organisation : chaque stade a ses caractéristiques dans chaque espèce [1].

Œuf macrotype, ou **microtype**. Ces deux qualificatifs ont été employés pour distinguer deux catégories d'œufs courts, correspondant respectivement aux séries de FIG. **1** à **6**, **9** à **16**.

Organe incubateur, **utérus incubateur** (**réservoir ovo-larvigère** de DUFOUR), partie infraspermathécale de l'utérus postérieur chez les espèces larvipares ou ovilarvipares.

Perforateur, organe corné préparant l'introduction de l'inoculateur; dans le groupe de *Compsilura*, il a la forme d'un crochet comparable à une sonde cannelée, FIG. **44-46**, *p*.

Perforation primaire, acte par lequel la larve parasite s'introduit dans son hôte à travers le tégument.

Perforation secondaire, acte par lequel la larve, déjà introduite et après une période plus ou moins prolongée de vie sans rapport direct avec l'extérieur, pratique un orifice de prise d'air dans le tégument de l'hôte, ou dans son système trachéen.

[1] Conformément à cette idée, FERTON (05) prévient qu'il a donné le nom de *larve primaire*, suivant le terme consacré pour les Vésicants, à la larve de *Chrysis* spécialement armée pour le combat.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

Cette liste ne contient que les ouvrages ou notices directement consultés et indiqués dans le texte par les deux derniers chiffres de leur date de publication, exceptionnellement par la date complète. Les nombres entre crochets mis à la suite de la mention bibliographique indiquent les pages du présent mémoire où l'ouvrage est cité.

1849 *Apetz, J. G.* : In Entom. Zeit. v. Stettin, X. Jahrg., p. 61 [66, 67].

1890 *Balbiani, E. G.* : Études anatomiques et physiologiques sur le tube digestif des *Cryptops;* Arch. de Zool. exp. et gén., 2e série, t. 8 [134].

1857 *Barthélemy, A.* : Études anatomiques et physiologiques sur un Diptère tachinaire, parasite de la chenille du *Sphinx euphorbiæ* et sur ses métamorphoses; Ann. des Sc. nat., Zool., 4e série, t. 8 [108, 151, 170].

1904 *Bauer, V.* : Zur inneren Metamorphose des Centralnervensystems der Insecten; Zool. Jahrb., Anat., Bd. 10 [118, 129, 133].

1895 *Benedicenti, A.* : Recherches histologiques sur le système nerveux central et périphérique du *Bombyx mori;* Arch. ital de Biol., t. 24 [118].

1878 *Berger, E.* : Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden; Arb. aus dem Zool. Inst. der Univ. Wien, t. 1 [131].

1909 *Berlese, A.* : Gli Insetti; Milano, I [40].

1883a *Brauer, Fr.* : Zwei Parasiten des *Rhizotrogus solstitialis* aus der Ordnung der Dipteren; Sitzb. d. K. Akad. d. Wiss. zu Wien, I. Abth., Jahrg. 1883 [69 (*)].

1883b » : Die Zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien; Denk. Ak. Wien, 47 [47 (*)].

1894 *Brauer, Fr.*, u. *Bergenstamm, J. E. (von)* : Die Zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien. VII. Vorarbeiten zu einer Monographie der *Muscaria schizometopa* (excl. *Anthomyidæ*). Pars IV; Denkschr. der K. Akad. d. Wiss., mathem.-naturw. Classe, Bd. 61 [33, 94, 105].

(*) Cité par erreur sous la simple indication (83).

1897 *Bruel, L.* : Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführwege sammt Annexen von *Calliphora erythrocephala;* Inaug. Dissert., Jena, 1897 [38, 39, 40].

1906 *Bugnion, E.* : Les œufs pédiculés du *Cynips tozæ* et du *Synergus reinhardi;* Bull. soc. Vaud. sc. nat., V. 42 [101].

1890 *Cajal, S. R.* : Coloration par la méthode de Golgi des terminaisons des trachées et des nerfs dans les muscles des ailes des insectes; Zeit. wiss. Mikrosk., Bd. 7 [119].

1908 *Cholodkowsky, N.* : Ueber den weiblichen Geschlechtsapparat einiger viviparen Fliegen; Zool. Anz., Bd. 33 [58, 84, 85].

1906 *Collinge, W. E.* : Note on the deposition of the eggs and larvæ of *Œstrus ovis* L.; Journ. of economic Biol., vol. 1 [35].

1907 *Coquillet, D. W.* : A new Phorid genus with horny ovipositor; The Canadian Ent., vol. 39 [98].

1870 *Cornalia, E.* : L'Ugi o il parassita del filugello al Giappone (*Ugimyia sericariæ* Rondani); Bull. Soc. Ent. Ital., ann. 1 [53, 54].

1895 *Cuénot, L.* : Études physiologiques sur les Orthoptères; Arch de Biol., t. 14 [159].

1908 *Deegener, P.* : Die Entwicklung des Darmkanals der Insecten während der Metamorphose. II. Teil : *Malacosoma castrensis* L.; Zool. Jahrb., Anat., Bd. 26 [134].

1909 » : Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion. I. Teil : *Deilephila euphorbiæ* L.; Arch. f. Naturg. von Wiegmann, 75 Jahrg. [134, 135, 136].

1906 *Dewitz, J.* : Der Einfluss der Wärme auf Insektenlarven; Centr. f. Bakt. Parasitenk. u. Infekt., II^te Abth., Bd. 17 [154].

1907 *Dony-Hénault, O.*, et *Melle van Duuren, J.* : Contribution à l'étude méthodique des oxydases dans les tissus animaux; Bull. Acad. royale de Belgique [154].

1827 *Dufour, L.* : Mémoire pour servir à l'histoire du genre *Ocyptera*; Ann. Sc. nat., t. 10 [54, 97].

1837 » : Recherches sur quelques Entozoaires et larves parasites des Insectes Orthoptères et Hyménoptères; Ann. Sc. nat., t. 7 [96, 151].

1844 » : Anatomie générale des Diptères; Ann. Sc. nat., 3e série, Zool., t. 1 [60, 61].

1851 » : Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères; Mém. des Sav. étrangers, t. 11 [29, 47, 57, 62, 63 64, 95, 103, 157].

1904 *Embleton, A. L.* : On the Anatomy and Development of *Comys infelix* Embleton, a Hymenopterous parasite of *Lecanium hemisphericum*; Trans. Linn. Soc, 2^d ser., vol. 9 [151].

1905 *Ferton, Ch.* : Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs (3e série); Ann. Soc. Ent. de Fr., vol. 74 [168].

1885 *Frenzel, J.* : Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration ; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 26 [134].

1893 *Giard, A.* : In Bull. Soc. Ent. Fr., t. 62, p. LXXXV [93].

1894 » : In » » » » t. 63, p. CIII [92, 93].

1887 *Giard, A.*, et *Bonnier, J.* : Contributions à l'étude des Bopyriens; Travaux de l'Institut Zool. de Lille et du Laboratoire de Zool. marit. de Wimereux, t. V [156].

1885 *Girard, M.* : Traité élémentaire d'Entomologie, t. III [54, 92, 97].

1904 *Haller, B.* : Ueber den allgemeinen Bauplan des Tracheatensyncerebrums; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 65 [129, 131].

1893 *Heim, F.* : In Bull. Soc. Ent. Fr., t. 62, p. XLVIII [92].

1894 » : Réponse à M. A. GIARD, à propos de la tarière (!) d'un Diptère femelle et du champignon entomophyte *Isaria tenuis;* Ann. Soc. Ent. Fr., t. 63 [92].

1888 *Henking, H.* : Die ersten Entwicklungsvorgänge im Fliegenei und freie Kernbildung; Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 46 [35].

1904 *Henneguy, Fr.* : Les insectes, Paris [149].

1892 *Henneguy, F.*, et *Binet, A.* : Contribution à l'étude microscopique du système nerveux larvaire de *Stratiomys longicornis* Sc.; Ann. Soc. Ent. Fr., t. 61 [131].

1896 *Holmgren, E* : Ueber das respiratorische Epithel der Tracheen bei Raupen; Festschrift Wilhelm Lilljeborg, Upsal [119].

1902 *Holmgren, N.* : Ueber die morphologische Bedeutung des Chitins bei den Insecten; Anat. Anz., Bd. 21 [150].

1904 » : Ueber vivipare Insecten; Zool. Jahrb., Abth. f. Syst., Bd. 19 [38, 47, 57, 61, 64, 65, 84].

1898 *Hunter, S. J.* : Parasitic influences on *Melanoplus;* Kansas University Quarterly, vol. 7 [58].

1879 *Künckel d'Herculais, J.* : Observations sur les mœurs et métamorphoses du *Gymnosoma rotundatum* LINN.; Ann. Soc. Ent. Fr., Ve série, t. 9 [97, 108, 152, 156, 157, 174].

1894 » : Les Diptères parasites des Acridiens : les Muscides vivipares à larves sarcophages. — Apténie et castration parasitaire ; C. R. Acad. Sc. Paris, t. 118 [58, 105].

1884 *Laboulbène, A.* : Note descriptive et anatomique sur l'*Alophora aurigera* EGGER; Ann. Soc. Ent. Fr. [95].

1853 *Lacaze-Duthiers, H. (de)* : Recherches sur l'armure génitale femelle des insectes; Paris [92].

1907 *Lahille, F.* : La langosta y sus moscas parasitarias; An. del minist. de Agricult. Rep. Argent., t. 3, n° 4 [58, 59, 105].

1867 *Leydig, Fr.* : Die Eierstock u. die Samentasche bei den Insecten; Nov. Act. Leop. Carol., Bd. 33 [65].

1892-95 *Lowne, Th. B.* : Anatomy and physiology of the blow-fly *(Calliphora erythrocephala)*; London [40].

1835 *Macquart* : Histoire naturelle des Insectes, Diptères; Paris [54, 104].

1897 (*) *Marchal, P.* : Les Cécidomyies des céréales et leurs parasites; Ann. Soc. Ent. Fr., vol 66.

1906 » : Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. II. Les Platygasters; Arch. de zool. exp. et gén., 4e série, t. 4.

1896 *Marchand, E.* : Observations sur l'*Echinomyia fera* L.; Bull. Soc. Sc. nat. Ouest de la Fr., t. 6 [40, 62, 65, 73, 89].

1904 *Meijere, J. C. H (de)* : Beiträge zur Kenntnis der Biologie und der systematischen Verwandschaft der Conopiden; Tijdschr. voor Ent., 46e deel [95, 97, 106, 167, 170 (**)].

1890a *Meinert, Fr.* : How does the *Ugimyia*-larva imbed itself in the silkworm?; Ann. a. Magaz. of nat. Hist., vol. V, sixth series [55, 153].

1890b » : *Ugimyia*-larven og dens Leje i Silkeormen; Ent. Med., 2. Bd. [170].

1899 *Ménégaux, A.* : Sur un curieux parasite du ver à soie (*Ugimyia sericariæ* Rondani), d'après les recherches de Sasaki; Bull. Sc. de la Fr. et de la Belgique, t. 32 [52, 54].

1890 *Mik, Jos.* : *Ugimyia sericariæ* Rond., der Parasit des Japanischen Seidenspinners; Wiener Ent. Zeit., 9. Jahrg. [54].

1905 *Minchin, E. A.* : Report on the anatomy of the tsetse-fly *(Glossina palpalis)*; Proc. R Soc., series B, vol. 76 [84].

1909 *Nielsen, I. C.* : Iagttagelser over entoparasitiske Muscidelarver hos Arthropoder; Entom. Meddel., 2. R., 4. Bd. (Dissert. inaug., avec résumé en anglais) [34, 70, 73, 95, 125, 154, 161, 167, 170].

1887 *Osten Sacken, C. R.* : On Mr. Portchinski's publications on the larvæ of Muscidæ; Berl. Ent. Zeitschr., Bd. 31 [48].

1898 *Packard, Alph. S.* : Text-book of Entomology; New-York [101].

1898 *Pantel, J.* : Le *Thrixion Halidayanum* Rond., essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie

(*) Cité par erreur sous la date 1904.

(**) Cité par erreur sous l'indication (04a).

d'une larve parasite du groupe des Tachinaires; La Cellule, t. XV [46, 108, 117, 120, 148, 150, 153, 157, 166, 170, 175].

1902 *Pantel, J.* : Sur la biologie du *Meigenia floralis* Mg.; Bull. Soc. Ent. Fr. [35, 120, 127, 153, 167, 170, 172, 174].

1904 *Prenant, A., Bouin, P.,* et *Maillard, L.* : Traité d'histologie. T. I : Cytologie générale et spéciale; Paris [149].

1738 *Réaumur* : Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, t. IV; Paris [29, 62, 63, 67, 71].

1906 *Roubaud, E* : Biologie larvaire et métamorphoses de *Siphona cristata* Fabr. Adaptation d'une Tachinaire à un hôte aquatique diptère : un nouveau cas d'ectoparasitisme interne; C. R. Acad Sc. Paris, t. 142 [153, 157].

1908 » : Sur la reproduction et les variations du développement dans la *Glossina palpalis* Desv.; C. R. Acad. Sc. Paris, t. 146 [174, 176].

1909*a* » : Recherches biologiques sur les conditions de viviparité et de vie larvaire de *Glossina palpalis* R. Desv.; C. R. Acad. Sc., Paris, t. 148 [84].

1909*b* » : La *Glossina palpalis*, sa biologie, son rôle dans l'étiologie des Trypanosomiases; Thèse de Paris [84, 155].

1889 *Saint-Rémy, G.* : Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates; Thèse de Paris [129].

1886 *Sasaki, C.* : On the life-history of *Ugimyia sericaria* Rondani; Journ. Sc. Coll. of the Imp. Univ. of Japan [30, 47, 49, 51, 52, 54, 123, 152, 168].

1902 *Schneider, K. C.* : Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere; Jena [129].

1867 *Schulze, Fr. E.* : Epithel- u. Drüsenzellen; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 3 [134].

1838 *Siebold, Th. (von)* : Ueber die viviparen Musciden; Froriep's neue Notizen, Bd. 3 [29, 35, 62, 63, 71].

1906 *Streiff, R. N.* : Ueber das « unpaare Organ » der Dipterenfamilie der Conopidæ; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 84 [96].

1905 *Stuhlmann, F.* : Vorläufige Mittheilung über Anatomie u. Physiologie der Tsetse-Fliege; Pflanzer Tanga, 1905 [84]

1906 *Tavares, J. (da Silva)* : Notas orthopterologicas. I. A familia das Phasmidæ em Portugal; Broteria, vol. V [174, 176].

1908 *Townsend, H. T.* : A record of results from rearings and dissections of Tachinidæ; U. S. Department of Agric., Bureau of Entomol., Miscellaneous Papers, Washington [30, 35, 52, 53, 55, 57, 59, 65, 66, 72, 89, 93, 99, 154, 170].

1903 *Vaney, C.*, et *Conte, A.* : Sur un Diptère (*Degeeria funebris* Mg.) parasite de l'Altise de la vigne ; C. R. Acad. Sc. Paris, t. 136 [175].

1905 *Verson, E.* : Zur Entwicklung des Verdauungskanals bei *Bombyx mori*; Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 82 [134].

1906 *Wesché, W.* : The genitalia of both the sexes in Diptera, and their relation to the armature of the mouth ; Trans. Linn. Soc. London, II. ser., Zool , vol. 9, part 10 [93].

EXPLICATION DES PLANCHES (*).

PLANCHE I.

FIG. **1-8**. *L'œuf court, macrotype, destiné à être collé sur le corps de l'hôte (Groupe I). — Combinaison optique : pour les* FIG. **1-6**, *A* × 2 *(gross. : 56); pour* **7** *et* **8**, *A* × 4 *(gross. : 97).*

FIG. **1**. *Winthemyia 4-pustulata* F., œuf aplati et éclaté sous la pression du couvre-objet, montrant un embryon très avancé; face dorsale. — *cr*, cryptes respiratoires; — *m*, micropyle [41, 43, 50, 192].

FIG. **2**. *Tricholyga major* B.B., coquille vide et ouverte suivant la suture de déhiscence, légèrement éclatée sur le bord de droite; vue dorsale. — *cr*, cryptes respiratoires; — *vi*, valve inférieure; — *vs*, valve supérieure [41, 43, 50, 191, 192].

FIG. **3**. *Id.*, coquille vue par dessous, après l'éclosion; déhiscence normale. — *m*, micropyle porté par la valve inférieure *vi*; — *vs*, valve supérieure [41, 44, 50, 192].

FIG. **4**. *Thrixion Halidayanum* ROND., œuf vu par le côté dorsal. — *pr*, plages respiratoires portant des cryptes rudimentaires; au-dessus du micropyle, au pôle antérieur, un *conducteur micropylaire* ayant la forme d'un bouton muqueux [41, 43, 50, 192].

FIG. **5**. *Meigenia floralis* MEIG, œuf vu dorsalement, un peu de profil, contenant un embryon avancé; on remarque en arrière une plage assez étendue occupée par de nombreuses cryptes respiratoires [41, 43, 50, 51, 192].

FIG. **6**. *Winthemyia 4-pustulata* F., partie antérieure de la coquille vue par dessous, après l'éclosion, pour montrer la fente de déhiscence vraie transversale, *ab*, et la déchirure longitudinale, *cd*, due à l'action directe de l'armure buccale de la larve, qui complète l'apparence d'un éclatement en **T**; micropyle visible sur la valve supérieure [41, 44, 50, 192].

FIG. **7**. *Meigenia floralis* MEIG., coupe sagittale d'un œuf indéhiscent collé sur la peau d'un *Crioceris asparagi*, et de la larve, celle-ci saisie par le fixateur dans l'acte de la pénétration. — *cr*, cuticule tégumentaire du *Crioceris*; — *c*, coquille; la coupe passe en arrière par 5 cryptes respiratoires; — *l*, partie antérieure du corps de la larve, incomplètement dessinée (les organes internes en sont difficiles à identifier, vu leur état de compression); — *le*, liquide ecdysique repoussant la membrane vitelline *mv*; sa présence montre que l'exuviation de cette membrane a bien la valeur

(*) Sont indiquées entre crochets les pages du texte où l'on se réfère aux figures.

d'une mue contemporaine de l'éclosion; — *sb*, substance brunissante développée sur les parois du puits de pénétration et débordant en dehors [substance analogue à la chitine, due à une hyperactivité momentanée des cellules chitinogènes du coléoptère qui serait provoquée par la lésion (?)] [44, 45, 46, 191, 192].

FIG. 8. *Gymnosoma rotundatum* L., coupe longitudinale d'une coquille indéhiscente collée sur le tégument d'un *Piezodorus lituratus* PANZ. adulte, après la pénétration de la larve; la coupe est parallèle au plan sagittal, sans passer par le micropyle, ni par la crypte respiratoire médiane qui lui est contiguë, dans cette espèce; — *P*, tégument de l'hémiptère représenté par la cuticule seule, qui est épaisse et ornée d'excavations à parois sombres; — *c*, coquille; la dépression de la paroi dorsale, presque toujours assez marquée après l'éclosion, a été exagérée par l'action des réactifs; — *sa*, substance adhésive; — *t*, trou d'entrée; on a négligé le caillot d'hémolymphe qui le remplissait, aussi bien qu'une grande partie de la cavité de l'œuf [44, 45, 97, 191].

FIG. **9-16**. *L'œuf court, microtype, destiné à être avalé par l'hôte (Groupe II).* — *A* × 2 *(gross. :* 56).

FIG. **9**. *Ceromasia rufipes* B. B , contour de l'œuf ovarien prêt à descendre, vu par dessous; un conducteur micropylaire, *cm* [50, 192].

FIG. **10**. *Sturmia pupiphaga* RND., contour de l'œuf ovarien prêt à descendre, vu par dessus [50, 192].

FIG. **11**. *Myxexorista libatrix* B. B. — *α*, contour de l'œuf vu par dessus; — *cm*, conducteur micropylaire; — *sa*, substance adhésive [50, 51, 192].

FIG. **12**. *Frontina laeta* MEIG., contour de l'œuf vu par la face ventrale; le micropyle surmonté d'un conducteur [50, 192].

FIG. **13-16**. *Gonia atra* MEIG., *œuf extrait de l'utérus incubateur.*

FIG. **13**. Contour en vue dorsale un peu oblique; conducteur micropylaire et substance adhésive, *sa*, visibles [50, 51, 192].

FIG. **14**. Vue de profil d'après un œuf n'ayant pas absorbé, ou n'ayant absorbé que peu d'eau (état normal); on a ombré la partie de la coquille qui est noire et inextensible. — *cm*, conducteur micropylaire; — *d*, paroi dorsale; — *v*, région médiane extensible de la paroi ventrale [50, 53, 192].

FIG. **15**. Vue de profil, d'après un œuf modérément gonflé par absorption d'eau; la région ombrée n'a pas changé de forme; la partie extensible de la paroi ventrale fait hernie et laisse voir l'ovoplasme, qui est plasmolysé à l'intérieur de la membrane vitelline et tend à sortir; la région micropylaire, surélevée en cône, est visible entre le contour de la membrane vitelline et la partie noire de la coquille [50, 53, 192].

FIG. **16**. Vue de profil, d'après un œuf encore plus gonflé, reproduisant, suivant toute vraisemblance, les phénomènes qui doivent se passer dans l'intestin de

l'hôte, sur l'œuf à terme, et préparent l'éclosion. — *d*, paroi dorsale indéformable; — *cm*, conducteur micropylaire et rosette ouvragée entourant le micropyle; — *mv*, membrane vitelline turgide, conservant sa forme ovale grâce à une absorption d'eau qui plasmolyse l'ovoplasme, *o*; — *v*, région mince de la paroi ventrale fortement distendue [50, 53, 192].

Fig. **17-22**. *L'œuf allongé, chez les espèces larvipares ou ovilarvipares disséminant leurs larves au voisinage de l'hôte (Groupes IV et V).* — *A* × 2 (*gross.* : 56).

FIG. **17**. *Micropalpus comptus* Fall., œuf extrait de l'utérus incubateur. — *A*, œuf venant d'être fécondé extrait de la région supérieure de l'utérus, vu de profil, la face dorsale concave à gauche (les lettres *d* et *v* ont été interverties sur le dessin); — *m*, région micropylaire. — *B*, œuf plus âgé extrait de la région moyenne, montrant par transparence l'armure buccale de la larve et superficiellement l'appareil pneumatique, celui-ci sous forme d'un aréolage pointillé répandu sur toute la coquille. Le rapprochement de *A* et *B* oblige à admettre que l'œuf s'accroît très sensiblement durant le développement embryonnaire et que la coquille se distend [64, 65, 84, 191].

FIG. **18**. *Pelleteria prompta* Meig., profil de l'œuf extrait de l'utérus incubateur, région moyenne, même orientation que dans la figure précédente. L'aréolage pneumatique n'a pas été dessiné, mais on a circonscrit en traits pointillés deux plages où il fait défaut [64, 191].

FIG. **19**. *Echinomyia fera* L., profil de l'œuf dans les mêmes conditions; appareil pneumatique sous forme de polygonage interrompu à la partie antérieure de la face dorsale, et à la partie moyenne de la face ventrale, devenant continu au bout postérieur [64, 65, 191].

FIG. **20**. *Id.*, profil de l'œuf avant l'apparition de l'appareil pneumatique [64, 191].

FIG. **21**. *Bigonichæta setipennis* Fall., œuf extrait de la région moyenne de l'utérus incubateur, après l'apparition de l'appareil aérifère; celui-ci s'étend à peu près uniformément sur toute la surface, en réservant le bout antérieur; — *m*, région micropylaire [76, 191].

FIG. **22**. *Glaucophana Amasiæ* B. B., profil de l'œuf au moment de l'éclosion; l'appareil pneumatique, pareil à celui de *Bigonichæta*, a été négligé [76, 191].

Fig. **23-30**. *Accidents de la cuticule chez les larves primaires des groupes IV et V, en relation avec la prise de possession de l'hôte.* — *Apochr.* 2, 1,30 × 4 (*gross.* : 500).

FIG. **23**. *Micropalpus comptus* Fall., groupe d'accidents emprunté à la face dorsale du segment IV; squamelles légèrement imbriquées, ayant leur bord postérieur denticulé dans la zone antérieure, simple, mais plus sombre que le fond dans les séries qui viennent après; dans la partie gauche de la figure, deux boutons sensi-

tifs en forme de ponctuation aréolée, déterminant une excavation dans les squamelles qui les précèdent. — *a*, côté antérieur; — *p*, côté postérieur (cette orientation est conservée dans les figures suivantes) [70].

FIG. **24**. *Pelleteria prompta* MEIG., groupe de plaques squamiformes de la face dorsale du segment IV; deux boutons sensitifs dans les intervalles laissés libres [70].

FIG. **25**. *Fausta radicum* B. B., groupe emprunté à la zone postérieure de l'un des derniers segments abdominaux, face dorsale; tout en arrière se trouvent des spinules dirigées en avant, puis viennent des plaques sombres, offrant souvent une bande longitudinale plus obscure; trois organes sensitifs interposés [70].

FIG. **25**bis. *Id.*, groupe pris sur la face dorsale de l'un des premiers segments abdominaux; plaques empiétant les unes sur les autres, ce qui suppose une forme en champignon; un bouton sensitif dans un espace réservé [70].

FIG. **26**. *Bigonichæta setipennis* FALL., groupe emprunté à la face dorsale du Ve segment; spinules et bandes longitudinales étroites [77].

FIG. **27**. *Echinomyia fera* L., groupe pris sur la face dorsale; nodules punctiformes ou légèrement allongés, réunis en plaques irrégulièrement arrondies; au côté droit de la figure une bande de points, avoisinant le pli intersegmentaire; un bouton sensitif dans un des espaces libres [71].

FIG. **28**. *Glaucophana Amasiæ* B. B., groupe pris de la face dorsale; accidents assez semblables à ceux de *Bigonichæta*, mais dirigés transversalement [77].

FIG. **29**. *Fausta nemorum* MEIG., groupe emprunté à l'un des segments abdominaux, face dorsale; plaques sombres formant un carrelage irrégulier; deux boutons sensitifs visibles [70].

FIG. **30**. *Micropalpus pudicus* RND., groupe emprunté à la zone postérieure du segment IV (plaques courtes, avec un point plus sombre au milieu), et à la zone antérieure du segment V (plaques allongées, disposées en séries longitudinales, montrant souvent une série médiane de points plus sombres); un bouton sensitif visible dans la partie gauche [70].

FIG. **31**. *Echinomyia fera* L., trois cellules folliculaires d'un ovariole où les ovocytes ont dégénéré à la suite du séjour anormal des œufs descendus dans l'utérus postérieur; les cellules contiennent des boules volumineuses se colorant identiquement comme le vitellus en dégénérescence (masses probablement phagocytées) et montrent elles-mêmes des indices de régression, entre autres une division directe du noyau. — *e*, côté extérieur de la chambre folliculaire; — *vph*, masse vitelline phagocytée(?) [72].

FIG. **32-38**. *L'œuf allongé, chez les espèces ovilarvipares ou larvipares déposant sur le corps de l'hôte des œufs près d'éclore ou des larves (Groupe VI).* — *A* × 2 *(gross. : 56)*.

FIG. **32**. *Cyrtophlebia ruricola* MEIG., profil de l'œuf extrait de l'utérus incubateur — *cm*, conducteur micropylaire [81, 191].

FIG. **33.** *Id.*, œuf vu par dessus, après l'apparition de l'appareil pneumatique et des principaux détails chitineux de la larve; l'appareil pneumatique a la forme d'un manchon incomplet, laissant libres les deux extrémités et une large bande dorsale médiane [81, 82, 191].

FIG. **34.** *Hyria tibialis* FALL., œuf ovarien prêt à descendre [81, 191].

FIG. **35.** *Blepharidea vulgaris* FALL., profil de l'œuf extrait de l'utérus incubateur, l'armure buccale de la larve déjà visible sous la forme d'un Λ; conducteur micropylaire visible. — *d*, côté dorsal; — *pr*, plage respiratoire; — *v*, côté ventral [81, 191].

FIG. **36.** *Thelaira nigripes* F., œuf extrait de l'utérus incubateur montrant l'appareil pneumatique sous la forme d'un aréolage limité à la région moyenne, l'armure buccale de la larve et une rosette micropylaire; côté ventral convexe [81, 82, 191].

FIG. **37.** *Uclesia fumipennis* GIRSCHNER, œuf extrait de l'utérus incubateur avant le développement de l'embryon; le bout micropylaire est le plus large; pas de conducteur visible [81, 191].

FIG. **38.** *Paraplagia trepida* MEIG., profil de l'œuf extrait de l'utérus incubateur; le bout micropylaire effilé; un conducteur micropylaire, sur lequel sont fixées des spermies [81, 191].

FIG. **39.** *Eriothrix rufomaculatus* DEG., profil de l'œuf extrait de l'utérus incubateur après l'apparition de l'appareil pneumatique; celui-ci en forme de manchon continu plus rapproché de l'extrémité antérieure que de l'extrémité postérieure. — *d*, côté dorsal; — *m*, micropyle. — Même gross. [191 (*)].

PLANCHE II.

FIG **40, 41.** *Paroi de l'utérus incubateur chez les espèces ovilarvipares ou larvipares, avant la gestation (cellules épithéliales hautes, muscles épais) et durant la gestation (la paroi préparée à plat et examinée de l'intérieur ne montre que des cellules basses, rappelant un endothélium, et des muscles affaissés par distension).*

FIG. **40.** *Cyrtophlebia ruricola* MEIG., partie d'une coupe transversale de l'utérus incubateur avant la descente des œufs. — *c*, coagulum (produit de sécrétion des glandes accessoires (?)); — *cd*, couche cuticulaire, région denticulée; — *cl*, la même, région lisse (en arrière les denticules se généralisent); — *mc*, muscles circulaires. — BOUIN, HEIDENHAIN. — D × 2 (gross. : 220) [85, 86].

FIG. **41.** *Pelleteria prompta* MEIG., fragment de la paroi de l'utérus gravide préparé *in toto* et observé par la face interne; épithélium assez réduit en épaisseur et assez transparent pour qu'aux grossissements moyens une même mise au point en montre les noyaux, disséminés très irrégulièrement, et la musculature, celle-ci formée d'éléments transversaux aplatis par distension et largement anastomosés. — *mm*, maille

(*) Devrait être citée p. 77 à propos de l'appareil pneumatique en manchon.

musculaire; — *ne*, un noyau épithélial (de forme plus arrondie que les noyaux musculaires) se projetant sur une maille musculaire; — *ne'*, un noyau de même nature se projetant sur une fibre; — *nm*, un noyau musculaire (de forme allongée). — $HgCl^2$, picrocarmin. — B × 4 (gross. : 140) [85].

Fig. **42, 43.** *L'œuf allongé, chez les espèces ovilarvipares ou larvipares introduisant dans le corps de l'hôte un œuf près d'éclore ou une larve. — A × 2 (gross. : 56).*

FIG. **42.** *Compsilura concinnata* Meig., œuf extrait de l'utérus incubateur, avant le développement de la larve; micropyle en rosace au gros bout [88].

FIG. **43.** *Vibrissina demissa* Rnd., contour de l'œuf dans les mêmes conditions; micropyle en rosace [88].

Fig. **44-47.** *L'appareil d'introduction passive du parasite dans le groupe VII.*

FIG. **44.** *Compsilura concinnata* Meig., les parties de l'acroabdomen un peu projetées en dehors et écartées, vues latéralement. — *i*, inoculateur (extrémité de l'ovipositeur prolongée en aiguille de chitine creuse); — *l*, l'un des lobes latéraux qui protègent au repos les valvules anales et l'ovipositeur; — *p*, perforateur; — *va*, valvules anales; — *v*, pièce cornée dépendant du Ve ventrite, servant à renforcer le perforateur. — a_2 × 2 (gross. : 15) [90, 192].

FIG. **45.** *Id.*, coupe transversale orientée suivant *AB* (fig. précédente). — *p*, perforateur creusé dorsalement en gouttière, à cuticule cornée, laissant reconnaître intérieurement la coupe d'une forte musculature; — *v*, vagin. — A × 2 (gross. : 56) [90, 192].

FIG. **46.** *Id.*, coupe transversale suivant *A'B'* (fig. **44**), n'intéressant que le perforateur, *p*, et l'inoculateur, *i*. — Même gross. [90, 192].

FIG. **47.** *Id.*, coupe axiale de l'ovipositeur et de son prolongement chitineux. — — *ct*, cuticule tégumentaire; — *cv*, cuticule vaginale, constituée par le feuillet réfléchi de la cuticule tégumentaire; — *et*, épithélium tégumentaire; — *ev*, épithélium vaginal, formé par une invagination de l'épithélium tégumentaire; le niveau d'invagination est un peu différent pour le côté dorsal et le côté ventral; la cuticule se prolonge au-delà des lèvres de l'invagination pour constituer l'inoculateur; l'orifice de celui-ci est inférieur, plutôt que terminal. — C × 2 (gross. : 125) [91, 192].

Fig. **48-50.** *Données anatomiques et histologiques sur l'utérus postérieur et ses annexes, d'après* Compsilura concinnata Meig.

FIG. **48.** Coupe presque sagittale de la région d'imprégnation, chez une nymphe sur le point d'éclore. — *ci*, chambre d'imprégnation (partie de l'utérus postérieur située sous le débouché des conduits spermathécaux); — *e*, récessus en éperon, qui prolonge l'utérus postérieur en avant du débouché de l'utérus antérieur; — *ga*, conduit excréteur de l'une des glandes accessoires; — *sp*, deux conduits de spermathèques confluant ensemble avant de s'ouvrir dans la chambre d'imprégna-

tion ; — *ua*, utérus antérieur, à parois épaisses et musculeuses à ce niveau ; — *up*, utérus postérieur, à parois épaisses et musculeuses, surtout dorsalement ; la cuticule est remarquable, en avant et en arrière de la chambre d'imprégnation, par un déchiquetage en lanières filamenteuses imitant une forte bordure en brosse ; toutes les parties situées au-dessus et à côté de la chambre d'imprégnation sont tapissées d'un épithélium très spécial — Fixation et coupe de l'abdomen entier, assurant le maintien en place des parties. — A × 4 (gross. 91) [37, 38].

FIG. **49**. Partie d'une coupe perpendiculaire dans la paroi d'une glande accessoire. — *ce*, canal excréteur d'une cellule glandulaire ; — *nch*, noyaux des cellules épithéliales ordinaires ou chitinogènes, siégeant contre la mince cuticule qui tapisse l'intérieur de la glande (les contours propres des cellules sont indistincts et les noyaux paraissent plongés dans le protoplasme des grandes cellules glandulaires) ; — *ng*, noyau d'une cellule glandulaire, rejeté à la périphérie ; — *vc*, vésicule collectrice de la cellule glandulaire. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [39].

FIG. **50**. Partie d'une coupe perpendiculaire dans la paroi d'une spermathèque. — *c*, couche cuticulaire interne, épaisse et d'aspect corné ; — *ech*, épithélium chitinogène, formé de cellules relativement petites ; — *g*, grandes cellules glandulaires interposées aux cellules précédentes, munies d'une vésicule collectrice à zone périphérique structurée, et d'un canal excréteur non visible sur la coupe, aboutissant à des pores d'excrétion, *p*. — Même gross. [39].

FIG. **51**. *Xysta cilipes* Meig., un type d'œuf allongé, atténué au pôle postérieur, destiné à être introduit de vive force dans le corps de l'hôte (Groupe IX). — A × 2 (gross. : 56) [95].

FIG. **52**. *Carcelia Cheloniæ* Rnd., type d'œuf allongé, pédicellé, destiné à être collé par le bouton terminal du pédoncule sur le corps de l'hôte (Groupe X). — Même gross. [100].

Fig. **53-57**, **89**. *Dégâts et réaction défensive dans le cas du parasitisme intranerveux, ou intraganglionnaire.*

FIG **53**. L'un des nerfs métamériques d'une chenille de Noctuide hébergeant deux larves I de *Gonia atra* ; la substance nerveuse a été détruite sur presque toute l'épaisseur du cordon nerveux, dont la structure néanmoins paraît conservée, en dehors des kystes — *n*, névrilème ; — *t*, trachée satellite du nerf. — A × 2 (gross. : 56) [55, 113, 133].

FIG. **54**. Fragment de coupe dans le cerveau d'une chenille (*Chondrostega Vandalicia* Mill.) hébergeant trois larves I de *Tach. V.*, à peu de distance des kystes ; les grandes cellules nerveuses paraissent normales et semblent réagir à l'excitation parasitaire par une poussée cinétique (une figure de division à côté d'un groupe de cellules jeunes) ; une immense cellule de soutien, dont les diverses parties sont reconnaissables à des granules de pigment, est normale dans sa structure, mais peut

bien être hypertrophiée. — *cs*, prolongements intercellulaires de la cellule de soutien. — FLEMMING, HEIDENHAIN. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [132, 191].

FIG. **55**. Groupe de cellules d'une coupe voisine ; deux cinèses régulières, *a* et *b*, dans un foyer de cellules jeunes. — Même gross. [132].

FIG. **56**. Groupe de cellules du même cerveau, loin des kystes parasitiques ; une cellule de soutien en régression manifeste au milieu de cellules nerveuses normales (celles-ci seulement esquissées). — Même gross. [132].

FIG. **57**. Même cerveau, portion de la paroi du kyste occupé par l'un des parasites. — *cg*, cellules ganglionnaires, d'allure normale même au voisinage immédiat du parasite ; — *cs*, une des grandes cellules de soutien directement intéressée et en régression ; — *csn*, cellules de la couche conjonctivoïde sous-névrilématique particulièrement affectées, sans limites distinctes, vacuolisées, à noyaux altérés et fortement hypertrophiés, au voisinage du kyste ; — *n*, névrilème ; — *ns*, noyau de la cellule de soutien, altéré et diffluent d'un côté ; — *p*, contour du parasite. — Même gross. [132, 191].

FIG. **58-61**. *Dégâts et réaction défensive dans le parasitisme intra-intestinal.*

FIG. **58**. Portion de la paroi intestinale d'une chenille d'*Acronycta aceris* parasitée par *Compsilura*, région assez éloignée du foyer de dévastation ; les cellules épithéliales anciennes sans limites distinctes et en train de perdre leur bordure ciliée ; des cellules de remplacement, *cr*, déjà disposées çà et là en séries et montant à travers le cytoplasme des cellules vieillies. — FLEMMING, HEIDENHAIN. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [135].

FIG. **59**. Même intestin, région à cellules hautes, à bordure mieux conservée, disloquée et peut-être emportée çà et là par de grosses boules de liquide clair probablement sécrétées par les cellules caliciformes ; une seule de ces cellules, à thèque vaguement radiée dans sa zone périphérique, est visible à gauche de la figure ; l'état pathologique se manifeste surtout par une teinte particulièrement sombre (première et cinquième cellules) et par la présence dans le cytoplasme de condensations diverses, avec ou sans vacuoles (les quatre cellules de droite) ; au milieu de la figure un groupe de cellules de remplacement monte à travers le corps cytoplasmique d'une cellule cylindrique ; à droite de celle-ci une cellule de même espèce en apparence binucléée, le noyau inférieur n'étant probablement qu'un noyau de cellule de remplacement dont le corps est indistinct. — Même technique et même grossissement. (Les corpuscules basaux, de forme allongée et irrégulière, qui sont très remarquables sur la préparation, ont été assez mal rendus dans la gravure.) [135]

FIG. **60**. Même préparation que FIG. **58**, région plus proche du foyer de dévastation ; la bordure ciliée n'existe plus ; la réaction de défense par rénovation épithéliale persiste, mais demeure inefficace, les cellules de remplacement étant saisies par la régression avant d'avoir atteint leur forme définitive, et leur noyau, emprisonné quelque temps dans la masse cytoplasmique indivise résultant de fusions

dégénératives, finissant par être expulsé dans la lumière intestinale avec les noyaux anciens eux-mêmes. — *cc*, cellule caliciforme; — *cr*, cellules de remplacement encore saines; — *cr'*, cellule de remplacement malade; — *nc*, noyau en croissant de la cellule caliciforme; — *ne*, noyaux en régression devenus périphériques et diffluents intérieurement (voir dans le texte, p. 136, note 1, les réserves à faire au sujet de cette interprétation); — *th*, thèque de la cellule caliciforme. — Même gross. [134, 135, 136].

FIG. **61**. Même préparation et même région; groupe de noyaux devenus libres, flottant dans le magma résultant finalement de l'ensemble des dégénérescences; l'un d'eux a déjà perdu sa membrane [136].

FIG. **62, 63**. *Dégâts et réaction dans le parasitisme intratesticulaire.*

FIG. **62**. Deux cellules folliculaires ou de cyste empruntées à une coupe de testicule de chenille (*Vanessa urticæ*) hébergeant une larve I de *Sturmia pupiphaga*; cellules vacuolisées et très tuméfiées, les membranes mêmes ayant pris une épaisseur anormale; noyaux très grands, irréguliers, chassés contre la membrane; structures devenues granuleuses, les nucléoles sous la forme de grandes plages circulaires, repoussant autour d'eux les restes du réseau chromatique. — Sublimé acide de GILSON. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [138].

PLANCHE III.

FIG. **63**. Même préparation, fragment de coupe montrant la place occupée par le parasite et ce qui reste de l'organe ravagé; un îlot de cellules sexuelles maintenant encore leur intégrité au voisinage immédiat du kyste, ce qui montre que les destructions sont surtout indirectes; le reste ne contient que quelques cellules tuméfiées et des noyaux libres flottant dans un magma granuleux. — *cc?*, probablement une cellule de cyste particulièrement résistante à noyau périphérique, accolée à un gros noyau quadrangulaire étranger; — *ct*, deux cystes spermatocytiques à deux stades différents, très décimés par des dégénérescences qui n'ont pas laissé de traces, mais à cellules relativement conservées; — *nl*, noyaux devenus libres, tuméfiés; — *sl*, substance liquide résultant de l'ensemble des dégénérescences; — *St.* contour de la larve de *Sturmia*; — *te*, enveloppe testiculaire. — A × 4 (gross. : 97) [137].

FIG. **64, 86, 87**. *Dégâts et réaction dans le parasitisme intramusculaire.*

FIG. **64**. Fragment d'une fibre musculaire d'une chenille de *Vanessa* hébergeant une larve I de *Sturmia*, en voie d'histolyse (le kyste du parasite non représenté, correspondant à la partie droite de la figure). — *n*, noyaux jeunes, encore normaux; — n_1, noyaux en réaction, hypertrophiés, se multipliant par voie directe; — n_2, noyaux encore plus tuméfiés, au moment où la substance contractile se résout autour d'eux;

— *nl*, noyaux libres dans le magma de dégénérescence, à divers degrés de désintégration ; — *sc*, restes de substance contractile, d'apparence simplement fibrillaire ; — *sl*, substance semi-liquide provenant de l'ensemble des dégénérescences, vacuolisée et tenant en suspension un semis assez régulier de grumeaux ; — *tr*, trachées. — Sublimé acide de Gilson, Heidenhain. B × 4 (gross. : 140) [139].

Fig. **65-78, 83, 85.** *Données sur les gaînes de fixation.*

FIG. **65**. Partie proximale d'une gaîne cutanée primaire, développée chez la chenille de *Cucullia Verbasci*, autour d'une larve âgée de *Winthemyia 4-pustulata*, d'après une coupe transversale de la chenille intéressant l'œuf de la mouche et la gaîne longitudinalement. — *c*, coque vide, demeurée collée près du trou de pénétration ; — *ca*, corps adipeux normal ; — *cc*, couche cellulaire irrégulière, sous-jacente à la couche chitineuse de la gaîne, en continuité avec l'épithélium normal ; — *cn*, cuticule tégumentaire normale ; — *cr*, crypte respiratoire ; — *en*, épithélium tégumentaire normal ; — *ia*, îlots adipeux enrobés dans la couche sous-chitineuse ; — *pd*, région distale de la gaîne, devenant subitement plus large ; — *pg*, couche interne chitineuse de la gaîne, de teinte sombre, d'épaisseur irrégulière et de texture spongieuse aux endroits de plus grande épaisseur, en continuité avec la cuticule tégumentaire ; — *pr*, région proximale, étroite, de la gaîne ; — *tr*, trou d'entrée demeuré ouvert et servant de soupirail. — $HgCl^2$. — Dessin ramené au grossissement de A × 2 (56) [142, 191].

FIG. **66**. Partie de la coupe précédente comprise entre *mn*, *m'n'*, à un plus fort grossissement. — *a*, amibocytes ; — *cn*, cuticule tégumentaire, partie normale ; — *cp*, la même, parties injectées de substance brunissante ; — *em*, épithélium modifié, clivé fortuitement en deux feuillets dont les éléments sont très allongés, le feuillet sous-chitineux offrant en outre des noyaux hyperchromatiques ; — *en*, épithélium tégumentaire normal ; — *pg*, couche chitineuse de la gaîne, formée de chitine normale et de chitine pathologique brune ; — *tc*, restes des strates cuticulaires anciennes non réfléchies formant les bords déchiquetés du soupirail. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [142].

FIG. **67**. Fragment de la même coupe montrant l'aspect des cellules de la couche sous-chitineuse et des cellules adipeuses qui s'y trouvent englobées. — *ca*, membrane de cellule adipeuse ; — *cc*, cellules de la couche sous-chitineuse, polyédriques dans la région dessinée (souvent fusiformes et enchevêtrées en amas conjonctivoïde) ; — *cpr*, corpuscules protéiques abondants dans les cellules adipeuses (quelques-uns sont granuleux) ; — *va*, vésicule adipeuse, laissée vide par la disparition de la graisse dans les traitements. — Même gross. [143].

FIG. **68**. Partie d'une gaîne cutanée primaire développée chez une larve de Tenthrédinée (*Nematus Ribesii* Scop.) autour d'une larve de *Ptychomyia selecta* Meig. déjà parvenue au stade III ; paroi de la gaîne coupée perpendiculairement. — *es*, épithélium chitinogène simple, en continuité avec l'épithélium tégumentaire et constituant ici toute la couche sous-chitineuse de la gaîne, relativement bien conservé à ce

niveau ; — *ca*, strates cuticulaires anciennes, irrégulièrement injectées de substance brune et offrant des lignes de craquelure qui ne paraissent pas être toutes accidentelles (on n'a pas conservé sur le dessin toute l'épaisseur de cette couche chitineuse, d'ailleurs très irrégulière ; les lettres *cr* employées pour indiquer les craquelures doivent être remplacées par *lcr*) ; — *cr*, strates cuticulaires récentes, incolores, mais comme injectées de nodules irréguliers brunâtres. — Bouin, Heidenhain. — Même gross. [143, 158].

FIG. **69**. Même préparation, partie d'une gaîne prise plus loin du soupirail. — *ca*, strates cuticulaires anciennes, craquelées et bariolées de parties claires ; — *cr*, strates récentes ; — *esd*, épithélium simple formant la couche cellulaire de la gaîne, en dégénérescence à ce niveau, très vacuoleux ; — *nd*, les noyaux condensés en amas très colorables, émettant des prolongements irréguliers. — Même gross. [143, 158].

PLANCHE IV.

FIG. **70**. Partie d'une gaîne cutanée primaire développée chez une chenille de Noctuide, autour d'une larve I d'*Echinomyia fera*, coupée perpendiculairement. — *c*, strates cuticulaires incolores ; — *en*, épithélium à peu près normal, constituant comme dans le cas des fig. **68**, **69**, toute la couche sous-chitineuse de la gaîne ; — *i*, côté correspondant à la cavité générale de l'hôte ; — *ph*, phagocytes immigrés de la cavité générale à travers la couche épithéliale et amoncelés entre le parasite et la gaîne proprement dite ; — *p*, côté correspondant au parasite. — Bouin, Heidenhain. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [144, 148].

FIG. **71**. Coupe d'une gaîne secondaire cutanée complète, développée chez la chenille de *Spintherops Spectrum* et de la larve incluse *(Cyrtophlebia ruricola)*. — *c*, cuticule tégumentaire de la chenille ; — *ca*, cellules adipeuses ; — *cc*, chambre cardiaque ; — *cp*, cellules péricardiales ; — *e*, épithélium tégumentaire ; — *g*, gaîne, encore très mince ; — *m*, muscles ; — *mv*, moelle ventrale de la larve, servant, avec le gros stigmate visible à l'extrémité postérieure, à renseigner sur son orientation ; — *s''*, soupirail secondaire. — $HgCl^2$, Heidenhain. — Dessin exécuté à un moyen grossissement et ramené à celui de a_2 × 4 (28) [144, 145, 192].

FIG. **72**. La région de la gaîne marquée β sur la figure précédente, à un plus fort grossissement. — *ca*, strates cuticulaires plus anciennes et plus denses ; — *cr*, strates plus récentes ; — *em*, épithélium modifié passant à la couche sous-chitineuse de la gaîne ; — *en*, épithélium tégumentaire normal, en continuité avec le précédent. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [145].

FIG. **73**. Région α de la fig. **71** (pour conserver l'orientation le dessin actuel doit être retourné, de telle sorte que le côté *de* se trouve en bas). — *c*, lame cuticulaire amincie, irrégulièrement lamellaire, formant la lèvre du soupirail ; — *de*, restes de la dépouille ecdysiale de la larve I, formant dans cette région la doublure interne de la gaîne, reconnaissable aux denticules qui ont servi au percement du soupirail. — Même gross. [144, 156].

FIG. **74**. Région γ. — *a*, groupe d'amibocytes en train de se fixer sur la gaîne. — *ca*, *cr*, même signification que dans la FIG. **72** ; les cellules aplaties apposées à *cr* peuvent être interprétées comme des amibocytes (inflammation proprement dite), ou comme des cellules épithéliales modifiées (pullulation néoplasique). — Même gross. [145].

FIG. **75**. Partie proximale d'une gaîne cutanée secondaire, formée chez une larve de coléoptère (*Crioceris Asparagi* L.) autour d'une larve de *Meigenia floralis* MEIG. — *ap*, corps adipeux périphérique; — *apr*, corps adipeux profond; — *cn*, cuticule tégumentaire normale; — de_1, dépouille ecdysiale de la larve I, enclavée dans l'épaisseur de la gaîne entre deux coulées de substance chitineuse; — de_2, dépouille de la larve II portant par places des denticules, abandonnée dans la lumière de la gaîne; — *en*, épithélium tégumentaire normal; — *M*, tubes de Malpighi libres ou enclavés dans l'épaisseur de la gaîne; — *m*, muscles coupés obliquement; — *pg*, paroi de la gaîne; — pg_1, gaîne d'un second parasite intéressée dans sa région distale; — *s*, stigmate du coléoptère; — *s''*, soupirail II^re^. — A × 4 (gross. : 97) [145, 156, 192].

FIG. **76**. Coupe longitudinale, après extraction du parasite, d'une gaîne cutanée secondaire formée chez un insecte adulte (*Forficula auricularia* L.), autour d'une larve de *Ceromasia rufipes* B.B. — *cc*, couche cellulaire, mince et irrégulière; — *m* (?), restes englobés, probablement musculaires; — *pg*, paroi chitineuse lamellaire, épaisse proportionnellement à la couche cellulaire. — Dessin exécuté à un grossissement moyen et réduit au gr. a_2 × 4 (28) [147].

FIG. **77** et **78**. Deux régions de la même coupe, correspondant à peu près au premier et au troisième tiers à partir de la base, plus grossies. — Même légende; la couche cellulaire est d'aspect conjonctivoïde, les noyaux s'allongent comme s'ils obéissaient à un entraînement mécanique suivant la longueur de la gaîne. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [147].

FIG. **79**. Groupe d'amibocytes d'une larve d'hyménoptère (*Nematus Ribesii*), dans un cas d'infection microbienne consécutive à l'entrée d'une larve de Tachinaire (*Ptychomyia selecta*). De grandes cellules à noyau peu distinct, à corps cytoplasmique régulier et clair, ont phagocyté le plus activement; d'autres plus petites, à noyau très distinct et à élément chromatique nucléoliforme, à corps cytoplasmique obscur et généralement irrégulier, paraissent moins actives. — Apochr. 2, 1,30 × 12 (gross. : 1500) [158].

FIG. **80**. Groupe d'amibocytes d'une chenille (*Chondrostega Vandalicia*) appliqués, à la manière des phagocytes encapsulants, sur une dépouille ecdysiale de *Tach. V.* — *de*, replis de la dépouille; — *e*, particule phagocytée? — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [160].

FIG. **81**. Esquisse d'une larve II^re^ de *Sturmia pupiphaga* vue par sa face ventrale, montrant, au bord postérieur du 1er segment visible, le double crochet buccal, et sur le 3e, le *plastron*. — Dessin à la loupe.

FIG. **82**. Portion d'une coupe longitudinale de la même larve, passant par un des crochets et par le plastron; le ver a été saisi dans l'attitude caractéristique de

la lutte pour l'éviction des concurrents. — *ab*, armure buccale; — *m*, muscles cutanés longitudinaux intervenant pour produire la voussure du plastron, ou le retrait du tégument sous l'armure buccale; — *pva*, versant antérieur du plastron, comprenant une couche cornée encastrée entre deux zones cuticulaires incolores; — *pvp*, versant postérieur, à revêtement corné superficiel, en partie disloqué. — B × 4 (gross. : 140) [150, 166].

PLANCHE V.

FIG. **83**. Coupe longitudinale d'une jeune larve d'*Echinomyia fera*, introduite depuis peu sous la cuticule d'une chenille de *Brotolomia meticulosa;* on reconnaît en arrière le tronçon terminal d'une des trachées maîtresses, permettant de se rendre compte de l'orientation. — g^1, gaîne Ire de fixation, formée ventralement par l'épithélium tégumentaire doublé d'une mince couche cuticulaire, et dorsalement par la cuticule seule; la gaîne, interrompue en deux points de la coupe par un accident de technique, est en réalité complète; — *s'*, soupirail Ire; — *z*, bourrelet formé par un plissement de l'épithélium, apparemment susceptible de s'effacer lorsque le parasite s'étend en avant. — A × 2 (gross. : 56) [108, 144, 148, 191].

FIG. **84**. Coupe tangentielle d'une larve de Tachinaire indéterminé, logée dans une glande séricigène de *Chondrostega Vandalicia*. Dans la partie inférieure de la figure, les cellules de la glande forment une assise à limite interne bien arrêtée, quoique les noyaux présentent des indices nombreux de dégénérescence (polymorphisme, hyperchromasie, fragmentation, caryolyse); dans la partie supérieure toute la zone interne est détruite et forme un magma histolytique où plonge le parasite. — A × 4 (gross. : 97) [140].

FIG. **85**. Coupe transversale d'une larve Ire d'*Echinomyia fera* installée sous la cuticule tégumentaire d'une chenille (parasitation provoquée) et entourée d'un épais manteau de phagocytes. — *a*, amibocytes immigrés de la cavité générale de la chenille dans l'épaisseur de la couche chitineuse de la gaîne (le feuillet interne de cette couche ainsi délaminée forme l'enveloppe plus dense visible à la limite interne de l'amas phagocytaire, le feuillet externe n'est pas distinct à ce grossissement); — *ct*, cuticule; — *et*, épithélium tégumentaire de la chenille. — A × 2 (gross. : 56) [144, 148].

FIG. **86**. Coupe oblique d'une larve Ire de *Sturmia pupiphaga* (on n'a dessiné complètement que la peau et la région pharyngienne) logée dans une fibre musculaire de *Vanessa*; la partie droite de la figure reproduit les insertions cuticulaires de trois fibres juxtaposées, dont deux paraissent réunies par un pont anastomotique de cytoplasme non différencié; la fibre moyenne, brusquement histolysée à partir d'un certain niveau, loge le parasite. — *nl*, noyaux musculaires devenus libres, fortement tuméfiés; — *pa*, pont anastomotique logeant des noyaux embryonnaires et traversé par des trachées; — *sl*, substance liquide résultant de l'histolyse, tenant en suspension des grumeaux et condensée par places; — *tr*, trachée intramusculaire. — B × 4 (gross. : 140) [119, 139].

FIG. **87**. Coupe longitudinale d'une larve Ire de *Cyrtophlebia rurícola* logée dans une fibre musculaire de *Spintherops Spectrum*; la fibre parasitée, un des éléments du faisceau *ml*, conserve ses deux insertions, mais est réduite à l'état d'une poche sarcolemmique, *s*, très distendue, où l'on retrouve une faible quantité de plasma histolytique, *sl*, et quelques noyaux libres. — *et*, l'épithélium tégumentaire. — Dessin exécuté à un grossissement moyen et réduit au gr. $a_2 \times 2$ (15) [139].

FIG. **88**. Coupe transversale d'une larve Ire de *Gonia atra* logée dans un lobe adipeux de chenille (Bombycide indéterminé). Logette creusée dans un seul plan de cellules adipeuses proéminant des deux côtés; ce qui reste des éléments anatomiques directement lésés offre une structure encore reconnaissable; à droite et à gauche de l'intumescence les éléments sont normaux. — A × 4 (gross. : 97) [55, 140].

FIG. **89**. Coupe à peu près horizontale d'un cerveau de chenille (Noctuide indéterminée) hébergeant depuis quatre jours deux larves de *Gonia atra* (parasitation provoquée). Le lobe parasité est sensiblement hypertrophié et les cellules nerveuses y sont plus petites et plus serrées que dans l'autre, caractères embryonnaires pouvant être pris comme indice d'une poussée réactionnelle défensive; les deux kystes, situés en plein parmi les cellules nerveuses périphériques, sont séparés par un foyer de dégénérescence vacuolisé, à noyaux irrégulièrement disséminés et hypertrophiés. — Dessin exécuté à un grossissement suffisant pour montrer les détails et ramené au gr. B × 4 (140) [133].

FIG. **90**. Quatre larves à terme d'*Uclesia fumipennis* vues *in situ* dans une chenille de *Chondrostega*. Fixation près des stigmates; la 2e larve de la série de droite est partiellement sortie de sa gaîne; près des buissons trachéens situés au-dessous de la 2e larve à gauche et de la 1re à droite, un détail sous forme de cupule aréolée indiquant la place abandonnée par deux autres larves déjà sorties. — Dessin à peine amplifié [120].

FIG. **91**. Coupe longitudinale de l'œuf et de la larve éclosante de *Meigenia floralis*, fixée dans l'acte de son introduction dans la larve de *Crioceris*. La majeure partie du corps, très déformée et soumise à une compression qui ne permet guère d'identifier les organes, est déjà introduite; l'épithélium tégumentaire de l'hôte est déprimé, au niveau du trou d'entrée, la cuticule délaminée en strates irrégulières et injectée, autour du parasite, d'une substance brunissante paraissant due à une hyperactivité des cellules chitinogènes. — *ap*, corps adipeux périphérique du *Crioceris*; — *apr*, corps adipeux profond; — *c*, coquille de l'œuf de *Meigenia*, montrant deux cryptes respiratoires; — *Cr*, cuticule tégumentaire du *Crioceris*; — *le*, liquide exuvial; — *M*, tubes de Malpighi; — *m*, muscles; — *mv*, membrane vitelline; — pg_1, gaîne IIre d'un parasite déjà présent et à un stade avancé. — A × 4 (gross. : 97) [44, 45, 46].

TABLE DES MATIÈRES.

Introduction 27

CHAPITRE I.

Caractères anatomiques et biologiques en relation avec la prise de possession de l'hôte.

A. Définition des groupes parasitiques 29

B. L'appareil femelle, l'œuf et l'invasion de l'hôte dans les divers groupes parasitiques . 34

Gr. I. Espèces collant sur le corps de l'hôte un œuf court, macrotype . 34

Appareil femelle 36

Œuf 41

Eclosion et pénétration de la larve dans le corps de l'hôte, par perforation primaire du tégument 43

Gr. II. Espèces déposant sur les aliments de l'hôte des œufs microtypes contenant un embryon très avancé et destinés à être avalés . 46

Appareil femelle 48

Œuf 50

Sort de l'œuf pondu et prise de possession de l'hôte par la larve . 51

Remarques bibliographiques et critiques, justifications expérimentales. 53

Gr. III. Espèces expulsant des larves grandes et robustes, rappelant les asticots créophages ordinaires. 57

Gr. IV. Espèces disséminant sur le passage de l'hôte des larves éclosantes ou écloses 59

Appareil femelle 60

Remarques historiques et bibliographiques . . . 62

Œuf 64

Eclosion : larviparité ou ovilarviparité? Particularités éthologiques de la prise de possession de l'hôte 65

Protection de la jeune larve contre les dangers d'une attente pouvant se prolonger. 68

Protection de l'espèce contre les dangers inhérents au procédé de prise de possession de l'hôte 71

Sur quelques divergences entre les données de la littérature et nos résultats 72

Gr. V. Espèces disséminant probablement au voisinage de l'hôte des larves éclosantes ou écloses 75

Appareil femelle 75

Œuf et larve I. 76

Gr. VI. Espèces déposant sur le corps de l'hôte des œufs sur le point d'éclore, ou des larves écloses. 77
Appareil femelle 78
Œuf 81
Eclosion; prise de possession de l'hôte 82
Rôle des organes maternels dans l'incubation intra-utérine; le sort de la paroi utérine 83
Gr. VII. Espèces introduisant dans le corps de l'hôte, au moyen d'instruments de perforation et d'inoculation distincts, des larves écloses ou sur le point d'éclore. 86
Appareil femelle et œuf. 86
Mise en possession de l'hôte 88
L'appareil d'introduction 90
Remarques bibliographiques et critiques 91
Gr. VIII. Espèces introduisant dans le corps de l'hôte, au moyen d'instruments de perforation et d'inoculation réunis, des larves écloses ou sur le point d'éclore 94
Gr. IX. Espèces dépourvues d'appareil incubateur interne, pourvues de pièces acroabdominales cornées de forme variable et paraissant introduire dans l'hôte des œufs non développés 94
Gr. X. Espèce déposant sur l'hôte un œuf pédonculé, où l'embryon est déjà très avancé 98
Appareil femelle 98
Œuf 100
Ponte et prise de possession de l'hôte 100
Espèces *incertæ sedis* 101

CHAPITRE II.

Vie parasitique à l'intérieur de l'hôte.

A. Vie libre permanente parmi les viscères de l'hôte 104
B. Vie à l'état de suspension par les armatures chitineuses des stigmates postérieurs . 106
C. Vie à l'état de fixation contre un soupirail primaire cutané 107
D. Cas d'un séjour temporaire à l'état de vie errante dans la cavité générale, ou de vie sédentaire dans un organe particulier 112
1. Vie errante 112
2. Vie intra-organique 113
Séjour dans un organe nerveux 113
Séjour dans un muscle cutané 114
Séjour dans l'intestin. 115
Séjour dans un lobe adipeux 116
Ebauches génitales 116
Glandes sericigènes 116
Raison de la localisation intra-organique du parasite; régime correspondant 116
E. Vie à l'état de fixation contre un soupirail IIe, cutané ou trachéen, ou contre un stigmate, succédant à une période de vie errante, ou de vie intra-organique . 119
1. Soupirail IIe cutané (*Carcelia*, *Ceromasia rufipes*, *Cyrtophlebia ruricola*, *Meigenia floralis*, *Thrixion*, *Uclesia*) 120

2. Soupirail IIe trachéen 122
3. Accolement à un stigmate 123

F. Dernière période de la vie parasitique et empupage 124
1. Espèces ne passant pas par une période de sarcophagie . . . 124
2. Espèces devenant sarcophages 126

CHAPITRE III.

Dégâts parasitiques directs et réactions défensives de l'hôte.

A. Dégâts et réactions défensives dans le parasitisme intra-organique . . . 129
a. Cas du parasitisme intraganglionnaire 129
b. Cas du parasitisme intra-intestinal 133
c. Cas du parasitisme intratesticulaire 137
d. Cas du parasitisme intramusculaire 138
e. Autres cas de parasitisme intra-organique 139

B. Phénomènes réactionnels qui se produisent lors du percement des soupiraux; gaînes de fixation 140
a. Gaîne cutanée primaire 140
b. Gaîne cutanée secondaire 144
1. Type de la gaîne formée autour de *Cyrtophlebia ruricola* . . 144
2. Type de la gaîne formée autour de *Meigenia floralis* . . 145
3. Type des gaînes formées chez des hôtes adultes . . . 147
c. Intervention des cellules migratrices dans la constitution de la gaîne . 148
d. Sur la structure de la couche chitineuse comparée à celle d'une cuticule normale 149
e. La gaîne de fixation dans la littérature 151
f. Endoparasitisme des Muscides entomobies; leur gaîne de fixation comparée au fourreau des Entonisciens 156

C. Manifestations éventuelles de la réaction défensive 158
a. Protection phagocytaire contre l'infection microbienne . . . 158
b. Accumulation de phagocytes autour des parasites malades ou morts et autour des dépouilles exuviées 158

CHAPITRE IV.

Questions détachées d'éthologie et de biologie, en relation avec le parasitisme.

A. L'instinct maternel dans la distribution des germes. 160
a. Cas où la mouche est en présence d'un hôte normal . . . 160
b. Cas où les hôtes ordinaires font défaut 161

B. La lutte entre les concurrents pour la possession de l'hôte 163
1. Elimination des larves surnuméraires résultant d'une lutte directe . 164
2. Elimination sans lutte directe 167
3. Remarques bibliographiques 167

C. Données diverses relatives au cycle évolutif 169
a. Développement préembryonnaire et embryonnaire 169
b. Développement larvaire 170
α. Remarques préalables sur le nombre et les caractéristiques morphologiques et physiologiques des stades larvaires . . . 170
β. Durées respectives des stades larvaires 172
γ. Durée du développement larvaire global 172
1. Dépendance de la nature de l'hôte 173
2. Dépendance de son état de prospérité ou de souffrance . 173
3. Dépendance de la concurrence parasitaire . . . 173
4. Dépendance de la saison et de la température . . 174
c. Développement nymphal 174
α. Distinction de deux types de développement nymphal chez une même espèce 174
β. Variations de faible amplitude 175

D. Influence de l'hôte sur les caractères morphologiques du parasite . . . 176
a. Variations générales de la taille par rapport au type ordinaire . . 176
b. Diminution individuelle de la taille 177
c. Les conditions de l'hôte influent-elles sur le développement des ailes? . 177

Résumé et conclusions les plus générales 179

Définition de quelques termes employés dans cette étude 191

Liste bibliographique 193

Explication des planches 199

Table des matières 213

Plate I.

J. Pantel ad nat. del.

Planche II

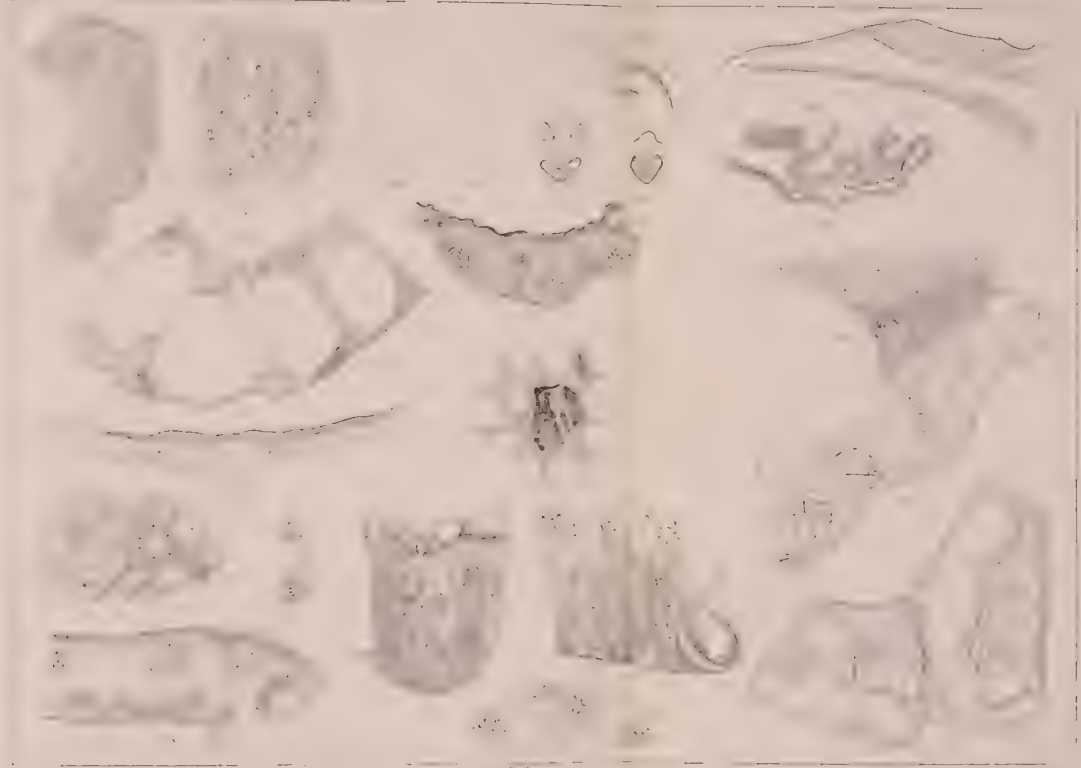


Planche III.

Planche II.

Planche I

RECHERCHES

SUR LES

DIPTÈRES A LARVES ENTOMOBIES

II. Les enveloppes de l'oeuf avec leurs dépendances, les dégâts indirects du parasitisme,

PAR

J. PANTEL.

TRAVAIL DU LABORATOIRE DE GEMERT.

(Extrait de la Revue « La Cellule », t. XXIX, 1r fascicule.)

Publ. 1913. Pagination exactly as in La Cellule.

(Mémoire déposé le 28 avril 1912.)

RECHERCHES SUR LES DIPTÈRES A LARVES ENTOMOBIES.

II.[1] Les enveloppes de l'œuf avec les formations qui en dépendent, les dégâts indirects du parasitisme.

INTRODUCTION.

Les deux questions qui font l'objet de ce travail n'ont entre elles aucun lien particulier; elles ne se trouvent réunies ici que par suite de circonstances extrinsèques. Primitivement destinées à être incorporées au mémoire précédent, l'une à titre de complément histologique de l'appareil reproducteur femelle, l'autre comme partie intégrante de la réaction de l'hôte au parasitisme, elles ont dû prendre une extension qui s'accommodait mal du cadre primitif et a paru justifier une publication à part. Toutefois, au lieu d'en faire deux mémoires entièrement autonomes, on les traitera simplement comme deux sections d'un même mémoire.

Ces deux questions sont d'ordre assez général. Aussi, bien que le matériel utilisé ait été emprunté de préférence aux diptères à larves entomobies ou aux hôtes de ces larves, on ne s'est pas interdit, dans le but d'éclaircir des points douteux ou pour assurer aux conclusions une base plus large, des rapprochements objectifs avec des types d'autres groupes.

Un coup d'œil sur la table analytique renseignera suffisamment sur l'ensemble des points traités, sans qu'il soit nécessaire de les détailler ici.

Maison d'études philosophiques et scientifiques, S. J.
Gemert (Hollande), avril 1912.

[1] I, La Cellule, t. XXVI.

PREMIÈRE SECTION.

Enveloppes de l'œuf et leurs dépendances.

Les enveloppes de l'œuf, membrane vitelline et chorion, seront étudiées tout d'abord dans leurs traits fondamentaux, tant au point de vue de la structure définitive qu'à celui du développement; c'est l'objet d'un premier chapitre. Diverses formations dépendant de ces enveloppes, tels les dispositifs destinés à assurer le collage, même chez des espèces prises en dehors des Muscides, l'appareil micropylaire, les parties du chorion plus ou moins nettement individualisées en organes respiratoires chez les Muscides, fourniront la matière des chapitres suivants. Plusieurs de ces structures semblent avoir attiré à peine l'attention des entomotomistes et si quelques-unes, comme l'appareil micropylaire, ont été souvent étudiées, même chez les Muscides, elles n'en demeurent pas moins un champ toujours incomplètement exploré; inutile d'ajouter que la contribution apportée par ce travail, malgré l'apport d'un certain nombre de données paraissant nouvelles, n'a pas la prétention de lui faire perdre ce caractère.

En vue des désignations abrégées qui pourront être employées çà et là dans les descriptions, il semble utile de donner ici, une fois pour toutes, la nomenclature régulière des espèces utilisées.

Diptères.

Bigonichæta setipennis Fall.
Blepharidea vulgaris Fall.
Calliphora erythrocephala Meig.
Carcelia cheloniæ Rnd.
Compsilura concinnata Meig.
Cyrtophlebia elata Meig.
» *ruricola* Meig.
Echinomyia fera L.
Fausta radicum (F.) B.B.
Frontina læta Meig.
Gonia atra Meig.
Gymnosoma rotundatum L.
Lucilia sp.
Meigenia floralis Meig.
Micropalpus pudicus Rnd.
Miltogramma Germari Meig.
Nemorilla maculosa Meig.
Onesia sepulcralis Meig.
Paraplagia trepida Meig.
Plagia ruralis Fall.
Ptychomyia selecta Meig.
Tricholyga major B.B.
Vibrissina demissa Rnd.
Winthemyia 4-pustulata F.
Xysta holosericea F.

Hyménoptères.

Apis ligustica Spin.
Odynerus nidulator Sss.

Chapitre I.

Données générales sur les enveloppes de l'œuf.

A. Membrane vitelline.

a. Définition, existence chez les Muscides.

Suivant ce qui se fait dans les meilleurs traités généraux et pour se placer tout de suite sur un terrain probablement accepté de tous, c'est d'après l'œuf mûr, prêt à descendre ou déjà descendu de l'ovariole, qu'il convient de caractériser la membrane vitelline. Dans leur ouvrage classique d'embryologie des invertébrés, Korschelt et Heider (90) la définissent pour l'œuf mûr d'insecte en général comme une mince enveloppe d'aspect homogène, et par là distincte du chorion qui est d'ordinaire ouvragé, recouvrant immédiatement le vitellus; ils éclairent leur définition par une figure empruntée à l'œuf même de *Musca*, où ils ont synthétisé les données de Henking et de Blochmann (op. cit., p. 762, fig. 471).

Cette manière de définir par des caractères d'état final n'est pas seulement légitime, elle s'impose si l'on veut parler de la chose que Meissner (54) a découverte précisément dans l'œuf de mouche et qu'il a désignée du nom de *membrane vitelline*.

Chez les Muscides étudiées dans ce travail, une telle enveloppe existe toujours. Dans l'œuf vivant, elle est en contiguité avec l'ovoplasme en dedans, et avec le chorion en dehors; mais dans le matériel fixé ces rapports sont rarement respectés. Le plus souvent on trouve que la membrane vitelline demeure adhérente à l'œuf en se séparant du chorion, fig. **6**, **54**, **58**, **62**, **95**, *mv*, si bien qu'on peut pratiquement utiliser cette circonstance, ainsi que l'a fait Escherich (00) dans son étude de l'embryogénie des Muscides, pour faciliter l'enlèvement de la coquille. Le cas inverse peut se présenter aussi, la membrane vitelline restant accolée à la face interne du chorion, tandis que l'ovoplasme se rétracte, fig. **29**, **34**; il devient très difficile alors de la distinguer et de l'identifier comme formation autonome. Dans d'autres cas, enfin, elle est déprise à la fois du chorion et de l'ovoplasme. Comme les trois conditions peuvent être réalisées dans divers œufs d'une même coupe d'ovaire (*Echinomyia fera*, par ex.), on acquiert la con-

viction qu'une membrane vitelline peut très bien exister dans des œufs où l'œil ne voit distinctement au-dessus de l'ovoplasme qu'une enveloppe choriale, FIG. 34.

Les rapports intimes avec le chorion et l'ovoplasme ne sont pas absolument les mêmes : avec le chorion il y a au plus contiguïté; avec la couche périphérique de l'ovoplasme il semble qu'il faille admettre une continuité, en sorte que la séparation comporte la rupture de travées unissantes; les traces de la déchirure disparaissent néanmoins d'ordinaire par un effet d'élasticité ou de tension superficielle et les surfaces s'égalisent, aussi bien sur la membrane vitelline que sur l'ovoplasme.

Conformément à la remarque faite par tous les auteurs, la membrane vitelline est mince et, dans la très grande généralité des œufs, homogène. Dans les cas où elle demeure adhérente à l'ovoplasme, sa souplesse lui permet d'en accompagner la surface dans toutes ses déformations. Cela ne l'empêche pas d'être assez résistante pour constituer, chez les Muscides (et aussi chez les Apides), une protection d'autant plus nécessaire que le chorion est souvent peu consistant par lui-même.

Durant le développement embryonnaire, cette fine enveloppe se double intérieurement d'une mince cuticule élaborée par la séreuse et ensemble les deux formations constituent la pellicule unique en apparence qui est exuviée au moment de l'éclosion. On conserve assez communément à ce complexe le nom du plus ancien constituant, en le désignant simplement sous l'appellation de membrane vitelline. C'est un premier tégument dont le contour est celui de l'œuf et qui impose à la jeune larve une forme en réalité étrangère, sa forme propre ne devant apparaître que grâce à l'ecdyse contemporaine de l'éclosion. Ainsi s'expliquent les différences d'aspect entre une larve réellement éclose et une larve éclose en apparence, par le fait de la rupture du chorion, mais en réalité encore emprisonnée dans la membrane vitelline.

La résistance de la membrane vitelline vis-à-vis des agents chimiques est très comparable à celle des coquilles minces. Quelques essais exécutés sur des coupes d'ovaires de *Meigenia* et d'*Apis*, donc sur du matériel préalablement fixé, ont montré qu'elle ne se dissout pas dans la potasse bouillante à 25 %. Mais il faudrait des recherches plus précises et répétées comparativement sur des cuticules proprement dites d'une part, sur des coques d'autre part pour établir ses rapports chimiques avec la chitine et la chorionine.

b. Premier rudiment et modifications subséquentes.

La membrane vitelline fait son apparition assez longtemps avant le chorion, à une époque relativement fixe, lorsque la résorption des grandes cellules nourricières devenue rapide est déjà avancée. Elle se montre sous la forme d'une mince couche de substance brillante, assez souvent irrégulière, s'interposant entre l'ovocyte et l'épithélium choriogène. Chez les Muscides, où à cette époque la chambre ovocytique est encore largement ouverte du côté des nourricières, elle se forme d'abord latéralement et en arrière, pour ne se compléter en avant que plus tard, ainsi que nous aurons à le constater en étudiant le micropyle. Chez d'autres types, où l'épithélium choriogène constitue autour de l'ovocyte un revêtement complet, c'est plutôt par devant que commence la formation (Mellifères).

De son état initial à son état final, cette enveloppe traverse deux périodes très distinctes : une période d'accroissement de substance et d'augmentation d'épaisseur, au terme de laquelle elle est souvent plus épaisse que le chorion définitif; une période de condensation avec diminution d'épaisseur, se terminant à l'état de choses qui a été pris pour base de la définition, au paragraphe précédent.

Durant sa phase d'accroissement, la membrane jeune est constituée par une substance visqueuse fondamentalement homogène, ce caractère n'excluant pas toujours certaines apparences qui peuvent s'interpréter comme des indices d'une structure au moins ébauchée, le plus souvent temporaire.

La viscosité se manifeste assez fréquemment par un accident de technique déjà remarqué par Korschelt (87 *a*) chez *Musca*, visible dans les fig. **70** et **85**, respectivement en *cl* et *mv*. Il consiste en ce que, lors de la rétraction occasionnée par les réactifs, la membrane demeure adhérente à la fois à l'épithélium choriogène et à l'ovoplasme, mais en s'étirant dans le sens de la traction qu'elle subit et en se décomposant en colonnettes filamenteuses de direction perpendiculaire. Korschelt a interprété très justement ces images comme un indice de viscosité, mais la formation qui les présente est pour lui le chorion, non la membrane vitelline. Nous reviendrons plus loin sur cette opinion du savant professeur de Marbourg.

L'homogénéité est le plus souvent complète, soit que la membrane se montre limitée en dehors et en dedans par des surfaces lisses, fig. **56**, **62**... *mv*, soit qu'elle émette par sa face interne des expansions qui plongent dans l'ovoplasme en perdant progressivement leurs caractères, fig. **59**. Dans

ce dernier cas les expansions s'interposent entre des gouttelettes probablement graisseuses qui disparaissent dans les traitements en laissant leur moule sous forme de soufflure.

Les modifications tendant à introduire de l'hétérogénéité et des apparences de structure sont de plusieurs sortes.

Dans un petit nombre de cas on trouve que la membrane offre une zone intermédiaire plus lâche, comprise entre deux zones limites plus condensées, FIG. **60**, *mv*. C'est un état essentiellement contingent qui est loin d'être réalisé chez tous les œufs d'une même coupe *(Fausta radicum)*.

Beaucoup plus fréquemment, on observe dans l'épaisseur même de la membrane vitelline des soufflures bulleuses entièrement pareilles à celles qui déterminent les inégalités superficielles, ou qui parsèment le deutoplasme, et dues probablement comme elles à la dissolution de gouttelettes grasses, FIG. **66**. Ces vacuoles sont très inégales entre elles et très irrégulièrement disséminées, FIG. **64**, **57**, *mv*. Il n'est pas rare néanmoins que leur distribution soit influencée par les cellules épithéliales au point que, sur des coupes tangentielles où elles sont vues de face, elles laissent reconnaître un polygonage plus ou moins manifeste, FIG. **65**. Les cellules épithéliales peuvent d'ailleurs influencer l'épaisseur totale, celle-ci demeurant plus faible au-dessous des membranes latérales qu'en regard des corps cytoplasmiques.

Enfin, au lieu de se montrer bulleuse, la substance de la membrane vitelline peut se décomposer dans le sens de la hauteur en lanières d'épaisseur inégale, d'allure irrégulière, simulant une sorte de velours qui ne se montre, il est vrai, que çà et là. Lorsque cette modification coexiste avec la diminution de l'épaisseur sous les membranes de contour, les coupes perpendiculaires offrent une série de festons tantôt pleins, tantôt frangés, dont la FIG. **69** peut donner une idée.

En résumé, la formation considérée comme le rudiment de la membrane vitelline offre un ensemble de caractères très différents de ceux de la membrane vitelline définitive : au lieu de la pellicule limitée par des surfaces lisses et homogène dont il a été question au paragraphe précédent, on a ici une membrane souvent très épaisse, inégale, quelquefois bulleuse, marquée d'un aréolage correspondant aux cellules épithéliales, ou même décomposée dans le sens de la hauteur en un velours grossier. Toutefois, les accidents décrits sont trop irréguliers et trop inconstants pour conditionner une structure proprement dite comparable à celle du chorion. Ces accidents d'ailleurs sont temporaires.

A mesure que l'on étudie des chambres ovocytiques de plus en plus âgées, on voit les caractères de la forme jeune s'effacer pour faire place à ceux de la forme adulte. La transformation coïncide en très gros et dans la grande majorité des cas avec l'apparition du chorion; elle consiste en ce que la membrane dans son ensemble

1° diminue d'épaisseur au lieu de continuer de s'accroître,

2° se régularise et devient homogène.

Ces deux effets se ramènent au fond à une condensation de substance accompagnée, quand il y a lieu, d'une expulsion des gouttelettes graisseuses.

Il existe donc une opposition marquée entre les deux phases qui se partagent le développement global de la membrane vitelline : la première est une période de formation de matériaux, caractérisée par une grande épaisseur et une faible consistance; la seconde une période de maturation, caractérisée par une condensation entraînant une diminution d'épaisseur.

La continuité est complète entre les états décrits, et par là se trouve fixée la signification des stades jeunes. Mais il faut convenir que ceux-ci, pris seuls, en imposeraient aisément pour des formations d'une autre nature.

c. Provenance.

La membrane vitelline est-elle une production propre de l'ovocyte, ou une production de l'organe maternel, ou bien, car on doit songer encore à une troisième provenance possible, dérive-t-elle à la fois de l'ovocyte et de l'épithélium choriogène?

On sait que Meissner (54) a été le premier à la rapprocher d'une membrane cellulaire et à l'interpréter comme la membrane de la cellule-œuf. Weismann (64), quelques années après lui, se prononça avec encore plus de décision dans le même sens, toujours à propos des Muscides, reportant sur la différence d'origine les différences de structure offertes en général par la membrane vitelline et le chorion; la membrane vitelline « muss als eine Verdichtung und Erhärtung der oberflächlichen Dotterschicht angesehen werden » (op. cit., p. 46).

Les idées de ces premiers observateurs ont été généralement acceptées par les entomo-embryologistes et leur sont devenues familières à ce point que souvent ils définissent la membrane vitelline par son origine ovulaire,

sans même examiner si l'œuf s'entoure toujours d'une membrane proprement dite. C'est définir par un caractère supposé, mais ni évident ni démontré. Lorsque Meissner a appelé *membrane vitelline* la mince enveloppe dont il constatait l'existence au-dessous du chorion, dans l'œuf de mouche, il a nommé une réalité objective qui doit dans tous les cas garder son étiquette originelle; lorsqu'il a dit que cette enveloppe était d'origine ovulaire, il a émis une hypothèse qui pourra être acceptée ou rejetée suivant les exigences des faits.

Personne, semble-t-il, n'a attribué à l'épithélium seul la production de la membrane vitelline reçonnue comme telle. Quant à l'idée d'une provenance mixte, elle est acceptée en principe par Gross (00), dont les recherches étendues sur l'ovaire des Insectes se placent à un bon rang à côté de celles de Leuckart et de Korschelt. Tout en admettant l'origine ovulaire de la membrane vitelline, cet observateur ne considère pas comme exclue toute participation des cellules épithéliales à son développement.

Telle est aussi la manière de voir qui semble répondre le mieux à l'ensemble des faits relevés au cours des présentes recherches.

Parmi les faits dont il faut tenir compte dans cette question, il y en a un qui semblerait au premier aspect la trancher en faveur de l'origine épithéliale. C'est le fait que, chez les Muscides et les autres diptères dont la chambre ovocytique reste longtemps ouverte du côté de la chambre nourricière, le rudiment de la membrane vitelline ne se constitue pas en avant tant que les cellules appelées à former le micropyle ne sont pas venues s'interposer entre les cellules nourricières et l'ovocyte, mais apparaît dès que ces éléments sont en place [1]. Ne doit-on pas en conclure que la substance de la jeune membrane vitelline provient uniquement des cellules épithéliales? Non. La seule conclusion légitime est que la formation de cette substance exige le contact réciproque de l'ovocyte et des cellules épithéliales, soit qu'elle dépende d'une activité unilatérale, mais subordonnée à une excitation émanée de l'autre espèce de cellule, soit qu'elle représente un produit rigoureusement mixte. S'il est très vrai que l'ovocyte n'élabore pas la substance en question par les points de sa surface qui n'ont pas le contact des cellules épithéliales, il n'est pas moins vrai que celles-ci ne l'élaborent pas

[1] Le processus intéressant grâce auquel se complète l'enveloppe épithéliale de l'ovocyte a été tiré au clair par Gross (03) pour les *Tabanidæ;* chez les *Muscidæ* les choses se passent de la même manière, ainsi que nous le verrons plus loin.

davantage partout où elles n'ont pas le contact de l'ovocyte; témoin les cellules micropylaires qui sont demeurées inactives tant qu'elles sont restées loin de l'ovocyte; témoin encore les autres cellules épithéliales de la chambre nourricière, qui demeurent indéfiniment nues parce qu'elles n'ont jamais ce contact. Le fait analysé est donc insuffisant pour décider la question, mais on voit sans peine que l'idée d'une origine mixte est bien celle qui s'accorde le mieux avec ces circonstances de détail.

Des faits qui ne permettent guère de mettre en doute une intervention active de l'ovocyte, dans la production de la membrane vitelline jeune, ce sont : 1° le passage graduel des caractères de cette membrane à ceux de l'ovoplasme, 2° l'absence d'une structure vraie. Une transition graduelle paraît indéniable dans un très grand nombre de cas, dont la FIG. **66** peut donner une idée. L'absence d'une structure vraie, régulière dans ses détails et permanente, comme celles qui paraissent caractériser les formations dues aux seules cellules épithéliales, est trop manifeste, après ce qui a été dit, pour qu'il y ait lieu d'y insister.

D'autre part, l'intervention de l'épithélium peut être appuyée non seulement sur le fait déjà discuté que le premier rudiment de la membrane vitelline apparaît seulement au contact des cellules épithéliales, mais encore sur certaines images où l'on peut remarquer un certain dualisme structural, qui pourrait bien répondre à un dualisme génétique. Ce dualisme, il est vrai, n'est pas très manifeste dans les Muscides et les Mellifères étudiés dans ce travail; c'est tout au plus si, dans quelques cas plutôt exceptionnels où les vacuoles bulleuses de l'ovocyte forment une couche périphérique continue, ces vacuoles peuvent se montrer accidentellement très aplaties, au point de faire apparaître du côté de l'ovoplasme comme une membranule qui serait réunie par des ponts au rudiment de la membrane vitelline, FIG. **67**; et il faut se hâter d'ajouter que le rapprochement de telles images avec d'autres, FIG. **61**, où il y a passage à la disposition ordinaire, et cette circonstance qu'elles ont été vues sur du matériel traité par le FLEMMING, qui semble avoir produit une condensation prématurée du rudiment, ne permettent pas de leur reconnaître une grande valeur dans la question. Par contre, dans une Stratiomyide indéterminée (du g. *Stratiomyia* probablement), la formation correspondante à ce qui vient d'être décrit comme membrane vitelline jeune est vraiment complexe : on y distingue en coupe une zone moyenne de très fines mailles, une zone externe en forme de velours irrégulier et une interne presque homogène. Cet

état de choses s'expliquerait assez bien dans l'idée que la membrane vitelline serait formée simultanément par l'ovocyte, du côté interne, par l'épithélium, du côté externe, et que la division du travail formateur, ordinairement dissimulée par une sorte de fusion des produits, pourrait demeurer distincte dans certains cas; la couche intermédiaire ne serait alors qu'une zone indivise, formée tout au début du travail commun.

d. Membrane vitelline et endochorion.

Dans son travail bien connu sur les enveloppes de l'œuf, Korschelt (87 *a*) considère comme membrane vitelline, chez *Notonecta glauca*, une formation identique de caractères avec celle qui vient d'être décrite sous le même nom, d'après les Muscides et les Mellifères. Sans y insister, il admet en effet deux états successifs de la membrane vitelline : l'un dans lequel elle est plus irrégulière et comme confluente intérieurement avec les corpuscules vitellins, un autre dans lequel elle montre un double contour. Des coupes de *Vanessa urticæ* et de *Lycus aurora*, relatives à un stade assez avancé, sont d'autre part interprétées très justement comme montrant à la fois le chorion et la membrane vitelline, bien que celle-ci soit encore incomplètement condensée (op. cit., fig. 35 et 42).

Mais lorsqu'il est question d'expliquer une figure entièrement comparable de *Bombus lapidarius*, fig. 56, l'auteur appelle *endochorion* chez l'hyménoptère ce qu'il avait appelé *membrane vitelline* chez le lépidoptère et le coléoptère; et chez *Musca*, dont il n'a étudié qu'un stade jeune, à une enveloppe unique, pareille à celle de *Notonecta*, cette enveloppe est également interprétée comme endochorion.

Ce n'est pas d'ailleurs sans une sérieuse discussion des motifs que Korschelt se décide pour ce parti; il envisage expressément l'hypothèse où la formation épaisse, colorable, qu'il considère comme couche interne du chorion, serait simplement la membrane vitelline; mais il croit devoir l'écarter, soit pour n'avoir pas rencontré simultanément les deux enveloppes bien caractérisées, soit parce que la formation en litige lui a présenté un carrelage, » eine ausgeprägte Felderung «, qui n'aurait jamais été observée chez une membrane vitelline vraie.

A cela on ne peut pas ne pas répondre tout d'abord que les raisons trouvées bonnes dans le cas de *Lycus*, pour justifier l'identification avec la

membrane vitelline, doivent l'être dans celui de *Bombus*. Dans ce dernier type et dans les types analogues, comme *Apis*, on observe aisément suivant l'âge étudié : 1° tout d'abord le rudiment en litige seul, 2° un peu plus tard ce même rudiment auquel est apposé en dehors un chorion caractérisé (fig. 56 de KORSCHELT), 3° dans l'œuf tout à fait mûr le même chorion avec le même rudiment condensé, sans troisième membrane qui serait la véritable membrane vitelline formée tardivement, comme le suppose l'auteur; c'est la principale raison pour laquelle le rudiment doit être tenu pour le premier état de cette membrane. Quant à l'apparence de carrelage, je n'ai pu en trouver aucun indice chez *Bombus terrestris*, même en examinant des fragments de membrane correctement colorés et se présentant de face. S'il existe chez *B. lapidarius*, ce ne peut être qu'une image comparable à celle dont il a été question plus haut au sujet de *Compsilura*, due à une pseudo-structure qui, au lieu de plaider pour la nature choriale de la formation, est plutôt faite pour l'exclure.

Toutes ces remarques sont identiquement applicables à *Musca*.

Il suit de là que d'importantes réserves doivent être introduites dans les conclusions générales de KORSCHELT en tant qu'elles contredisent celles de LEUCKART relativement aux époques d'apparition respectives de la membrane vitelline et du chorion. Tandis que pour LEUCKART la membrane vitelline précède en général le chorion, KORSCHELT énumère une série d'espèces chez lesquelles cet ordre d'apparition serait renversé : *Gomphocerus*, *Pyrrhocoris*, *Musca*, *Carabus*, *Vespa*, *Bombus*. De cette liste il faut supprimer au moins *Musca* et *Bombus*.

Il ne semble pas que les idées de KORSCHELT aient jamais été mises directement en discussion. Remarquons pourtant que HENKING (92, p. 176) les contredit équivalemment lorsqu'il considère comme membrane vitelline une enveloppe formée en grande partie de globules vitellins et de gouttelettes graisseuses qui se montrent sur les coupes comme des vides, c'est-à-dire l'enveloppe ci-dessus décrite d'après les Muscides, laquelle serait endochoriale d'après KORSCHELT.

Ces idées ont exercé sur la manière de comprendre les enveloppes de l'œuf et les formations qui en dépendent, une influence visible. C'est ainsi que GROSS (03), devant accepter comme couche de chorion la zone interne épaisse qu'il a bien retrouvée chez *Bombus* (op. cit., p. 145), ne pouvait que considérer comme endochorial chez *Xanthogramma* (p. 109) un détail de l'appareil micropylaire que nous verrons appartenir plutôt à la membrane vitelline.

B. Chorion.

Il n'entre pas dans le cadre de ces recherches de faire une étude comparée un peu complète du chorion. Pour éviter le danger de généralisations que ne comporte guère le polymorphisme de cette enveloppe, on se bornera expressément à préciser le type de structure qu'on y observe chez les Muscides à larves endoparasites. Tout porte à croire que ce type est très communément réalisé quant à ses traits fondamentaux non seulement dans ce groupe, à la fois si riche et si varié, mais encore dans beaucoup d'autres.

a. Structure définitive du chorion dans les espèces où il acquiert peu d'épaisseur.

Il existe de nombreuses espèces chez lesquelles la coquille n'a qu'une épaisseur très comparable à celle de la membrane vitelline et, comme celle-ci, peut se montrer souple et extensible. Ce sont, avant tout, des espèces larvipares ou ovilarvipares, où l'œuf est suffisamment protégé jusqu'à l'éclosion par le fait de son séjour dans les organes maternels.

Examiné de face en milieu aqueux, le chorion de ces espèces apparaît très généralement comme une mince membrane homogène ou comme une membrane pointillée, souvent divisée en aréoles ou champs polygonaux plus ou moins distincts, qui correspondent comme on sait aux cellules épithéliales. Les aréoles sont circonscrites par des lignes à double contour ou par des bandes d'ordinaire assez larges, souvent non pointillées. Les points que l'on voit dans les aréoles apparaissent brillants sur fond sombre ou inversement, quand on change la mise au point, et laisseraient aisément l'impression de sphérules perliformes juxtaposées en une assise très régulière, dont le milieu serait, suivant les circonstances de l'observation, plus ou moins brillant que le contour. Ce sont des images trompeuses, dont les indications doivent être complétées et rectifiées par l'étude de coupes convenablement colorées.

Dans celles-ci, les lambeaux de chorion qui se présentent de face ne montrent, sur un fond incolore ou à peine teinté, qu'un semis régulier de points colorés, plus petits que les fausses sphérules dont il vient d'être question, FIG. **39**, et les parties intéressées perpendiculairement offrent une image scalariforme, FIG. **40**. Cela conduit à admettre l'existence de deux

pellicules limitantes de chorionine solidarisées par des piliers perpendiculaires, ainsi qu'il a été trouvé chez d'autres insectes (PACKARD, 98, p. 521; HENNEGUY, 04, p. 294; BERLESE, 09, p. 936). Les piliers se projettent sur leur base, dans les vues de face, et donnent une image punctiforme bien arrêtée dans les préparations colorées, plus ou moins altérée par un effet d'irradiation dans les préparations *in toto* examinées à frais.

La limitante externe est presque toujours plus robuste que l'interne. Celle-ci n'est souvent représentée que par l'ensemble des bases inférieures des piliers, qui tendent à s'élargir en se mettant en contact, ou en ne laissant entre elles qu'un espace linéaire; celui-ci peut donner lieu, dans les vues de face, à l'auréole claire qui semble circonscrire à distance les images punctiformes.

Les contours propres des champs polygonaux ne se distinguent pas aisément sur les coupes perpendiculaires. Ils paraissent correspondre à l'absence de piliers ou, équivalemment, à l'existence d'interespaces un peu plus grands.

A cette disposition typique doivent être rattachées un assez grand nombre de variantes, qui s'en rapprochent plus ou moins par défaut ou par excès de complication structurale.

1° Le chorion peut se présenter comme une pellicule à peu près homogène. Chez *Compsilura*, il demeure tellement délicat qu'il paraît ne constituer avec la membrane vitelline qu'une seule pellicule anhiste, flexible et extensible, ayant une grande tendance à adhérer au corps ovoplasmique. On se souvient qu'il s'agit d'une espèce ovilarvipare chez laquelle l'œuf demeure protégé dans les organes maternels jusqu'au moment où la jeune larve est inoculée, éclose ou éclosante, dans le tube digestif de son hôte. L'état de la coquille est sans doute en rapport non seulement avec cette incubation interne, qui est réalisée aussi chez beaucoup d'autres espèces où l'épaisseur est plus grande, mais aussi avec la disposition des œufs en une série unique à l'intérieur de l'organe incubateur : cette manière d'être doit en effet faciliter les échanges respiratoires et on conçoit qu'elle rende inutile l'existence d'une structure choriale. De toutes façons, la suppression de cette structure doit être envisagée comme un cas limite, bien connu chez d'autres insectes.

2° La structure typique peut exister seule, le carrelage polygonal demeurant indistinct *(Ech. fera)*.

3 La structure typique peut exister dans certaines régions et man-

quer dans des régions voisines plus minces, FIG. **58**. Une telle alternance tend à montrer que la structure choriale est un caractère secondaire, ne se montrant que lorsque l'épaisseur de l'enveloppe dépasse certaines limites, comme correctif des inconvénients qui en résulteraient pour le régime des échanges respiratoires.

4° Les piliers sont très variables comme robustesse et comme contour : simples trabécules rondes ou méplates dans les coquilles fines, prismes anguleux lorsque l'épaisseur est un peu plus grande, ils peuvent devenir des lames à contours capricieux ; suivant les cas ils se projettent sur les pellicules limitantes sous la forme d'images punctiformes circulaires ou elliptiques, FIG. **39**, d'images plus grandes anguleuses, FIG. **38**, **63**, ou de ramures capricieuses en bois de cerf, pouvant devenir très grandes par suite de soudures, surtout sur les bords des bandes du carrelage, FIG. **43**.

5° Lorsque l'épaisseur de la limitante externe augmente, sa perméabilité est assurée par des pores généralement arrondis, distribués en semis régulier, qui font communiquer avec le dehors l'espace compris entre les piliers. Les pores peuvent s'apercevoir dans les vues de face en même temps que les projections des piliers, FIG. **38**, **43**; mais il arrive aussi, surtout dans les cas où la limitante est vraiment épaisse ou fortement colorée, qu'ils apparaissent seuls, et dans ce cas le chorion se présente simplement comme une fine passoire, dont les trous pourraient être confondus avec les interespaces des piliers, visibles dans les coupes perpendiculaires. Celles-ci conservent toujours, à la robustesse des structures près, le type général, les pores ne sont que des détails surajoutés, difficiles d'ailleurs à remarquer par suite de leur petitesse relative et de la facilité avec laquelle ils sont dissimulés par les parties qui se projettent sur eux [1]. Ajoutons enfin que la limitante externe peut être hétérogène suivant son épaisseur : elle se

[1] Les diverses images observées chez *Gonia* et *Frontina* sont assez difficiles à concilier entre elles. La FIG. **15** reproduit l'aspect le plus ordinaire aux moyens grossissements d'après *Gonia atra*, quand la limitante externe commence à se teinter par suite de la pneumatisation; les gros points sont clairs pour une bonne mise au point et se détachent en plus sombre pour une mise au point imprécise. La FIG. **37**, relative à la même espèce et dessinée à un plus fort grossissement d'après une coupe tangentielle colorée artificiellement, semblerait indiquer des fossettes creusées dans une lame compacte qui s'ouvriraient en dehors soit réellement, soit équivalemment par l'intermédiaire d'une lamelle obturante très fine. La FIG. **38**, empruntée à *Frontina lœta*, est entièrement conforme à la description donnée dans le texte, mais, par contre, la coupe perpendiculaire du même chorion, FIG. **36**, ne laisse pas reconnaître les pores de communication. Peut-être une bonne partie de ces différences tiennent-elles simplement aux déficits de l'observation; peut-être aussi faut-il admettre certaines variations de région à région ou d'espèce à espèce, notamment pour ce qui est des pores de communication.

montre décomposée en une couche externe plus dense et plus colorable et une couche interne plus lâche et plus pâle, qui dans certains cas est elle-même ouvragée; la coupe générale tend alors à prendre l'aspect d'une dentelle à plusieurs rangs d'aréoles superposés [1].

6° Les œufs d'une même espèce peuvent offrir chez divers individus des différences structurales assez remarquables. On rencontre des *Blepharidea vulgaris*, par ex., dont les œufs ne présentent en coupe que l'image scalariforme la plus typique, tandis que chez d'autres cette image devient une dentelle à deux rangées de mailles.

b. Structure définitive du chorion dans les espèces où il devient épais et rigide.

On peut considérer comme constituant un deuxième type assez différent de celui qui vient d'être examiné la structure réalisée dans les œufs à développement embryonnaire lent, qui sont expulsés aussitôt après leur descente de l'ovaire et collés d'ordinaire sur le corps de l'hôte. Il ne s'agit d'ailleurs ici que de la structure fondamentale, observable dans la région dorsale ou sur les côtés, celle de la région ventrale devant être étudiée pour son compte dans le chapitre suivant.

L'observation *in toto* montre un fond général finement pointillé et divisé en champs polygonaux très inégalement distincts suivant les espèces ou même suivant les œufs. Dans les cas où l'œuf se laisse sensiblement aplatir sous le couvre-objet, on remarque d'ordinaire sur son pourtour une large bordure correspondant à la projection sur le champ visuel des parties déclives et donnant une idée approchée de l'épaisseur, FIG. **10**, **11**, **35**. Cette bordure est parfois sillonnée de stries radiales se déplaçant avec la mise au point; elles sont dues en partie à des éléments de structure réels, et en partie aussi, semble-t-il, à ce que l'œil tend à fusionner des images fuyantes aperçues successivement.

Les coupes perpendiculaires ne se prêtent pas toujours à une analyse un peu fine et précise de la structure. Le chorion y est souvent ou surcoloré, ou totalement incolore et alors brillant, presque homogène, sans autre indice de détails qu'une vague striation radiale; on y reconnaît dans

[1] Chez les Muscides communes *(Calliphora, Lucilia...)* la limitante externe est creusée de fossettes polygonales déjà étudiées par LEUCKART.

tous les cas une limitante externe, d'ordinaire assez épaisse, et une limitante interne plus délicate, au-dessus de laquelle se montre souvent comme une assise de sphérules perliformes, FIG. **30**, **34**.

Dans les cas favorables — question d'espèce à la fois et de stade, celui-ci influant beaucoup sur la colorabilité — on reconnaît qu'il existe dans le chorion un squelette solide (de chorionine) assez fortement colorable, et un milieu moins consistant, non colorable, dans lequel cette charpente est noyée. En plus des limitantes, le squelette comprend, ainsi qu'on peut s'en rendre compte sur les FIG. **54**, **55**, un système d'éléments allongés dans le sens radial, très irréguliers de forme, rameux, se soudant fréquemment aux éléments voisins, commençant sur la limitante interne par un petit épatement auquel succède un col rétréci ; ce sont probablement les espaces compris entre ces cols qui donnent lieu à l'image perliforme, dans les observations ordinaires. Il est clair qu'on a affaire à une disposition facile, en dépit des premières apparences, à ramener au type précédemment décrit chez les coquilles minces : deux pellicules extrêmes et un système de piliers unissants. La pellicule interne est particulièrement délicate dans un grand nombre de cas où les pieds élargis des piliers paraissent reposer directement sur la membrane vitelline. Les piliers eux-mêmes sont rarement isolés et distincts comme dans le cas de la FIG. **54** ; le plus souvent ils sont grêles, mais très irréguliers, et tellement serrés et enchevêtrés que la coupe de l'ensemble paraît simplement pointillée ; par contre, au fond des excavations intrachoriales qui seront étudiées plus loin sous le nom de cryptes respiratoires, ils deviennent particulièrement robustes et forment une sorte de végétation dont l'aspect rappelle celui de certaines touffes de lichens, FIG. **33**, **34**. Il est à peine besoin de faire remarquer que de telles dispositions concilient merveilleusement deux exigences antagonistes : une grande épaisseur commandée par la protection de l'embryon et une suffisante perméabilité sans laquelle sa respiration serait impossible.

c. Développement.

Dans le groupe étudié, la formation du chorion est postérieure à celle de la membrane vitelline et se place à l'époque où, la résorption des grandes cellules nourricières étant sur le point d'être achevée, l'œuf a acquis sa forme et ses dimensions à peu près définitives.

Si l'on cherche à sérier les étapes du processus dans les espèces à cho-

rion mince [1], où elles sont plus faciles à observer, on est amené à admettre la succession suivante. Comme première ébauche, un liséré clair, d'aspect homogène, apparaissant à la manière d'une cuticule épaisse sur la face interne des cellules épithéliales; il est appliqué d'une part sur la membrane vitelline, dont il se distingue d'ailleurs aisément, celle-ci étant entrée dans sa phase de condensation et ayant de la tendance à s'isoler au moins par places; d'autre part il est en continuité manifeste avec les cellules épithéliales, ce qui n'empêche pas qu'il ne s'en déprenne souvent, comme font les cuticules, en les laissant découronnées.

Un peu plus tard, lorsque cette ébauche a acquis une assez grande épaisseur, on y voit apparaître tout contre la membrane vitelline une série régulière de points colorables (hématoxyline ferrique) qui émettent vers les cellules un prolongement en fine pointe : ce sont les pieds des piliers, FIG. 62. Bientôt, en effet, les pointes s'allongent, les pieds se fusionnent plus ou moins par leurs bords et la charpente choriale se complète du côté des cellules par la condensation de la zone externe de l'ébauche.

A cette époque, les cellules épithéliales sont généralement basses et comme affaissées sur l'œuf, par suite de la distension en largeur qu'elles ont subie durant les dernières phases de l'accroissement. Pourtant, les espèces présentent à cet égard des différences et il serait difficile de formuler une règle absolue.

Il ne paraît pas que les choses se passent d'une manière bien différente dans les espèces où le chorion doit devenir très épais et rigide. Là encore sa première ébauche est un large liséré de substance molle, d'aspect homogène, fixant mal les colorants, où l'on voit se dessiner successivement de l'extérieur à l'intérieur, par rapport aux cellules, les structures colorables de forme allongée qui correspondent aux piliers des coques minces; la hauteur de ces détails s'accroît vers les cellules, à mesure que celles-ci fournissent de nouvelles quantités de matériel. Dans une préparation de *Ptychomyia* que rien n'oblige à considérer comme très maltraitée, bien qu'il y ait eu de la rétraction, les piliers se sont montrés comme des bandes espa-

[1] On laisse de côté les espèces à chorion particulièrement fin, tout à fait ou presque tout à fait homogène, dont la formation est très comparable à celle d'une cuticule s'isolant aisément de ses cellules matricielles. La FIG. 68, empruntée à une chambre avancée de *Compsilura*, montre un de ces chorions pelliculaires isolé par rétraction et représenté par un simple trait linéaire, au-dessous duquel se voit la membrane vitelline beaucoup plus épaisse.

cées et assez mal arrêtées dans leurs contours, comme s'ils ne devaient se modeler que progressivement, FIG. **55**, *c*.

Chez ces espèces, les cellules choriogènes offrent en général une allure spéciale. Au lieu de se montrer affaissées sur elles-mêmes et aplaties au-dessus de l'œuf, tandis que se forme la coquille, elles sont souvent très allongées et couchées obliquement en sens inverse de part et d'autre du plan sagittal de l'œuf : *Ptychomyia*, FIG. **55**, *Meigenia*, FIG. **56**. Il s'agit là d'une disposition fréquemment réalisée, qui se retrouve d'ailleurs dans l'épithélium choriogène correspondant aux formations adhésives ; pourtant elle ne s'est pas montrée dans les coupes de *Meigenia* qui ont fourni les FIG. **29** et **30**.

Il faut convenir que le mode d'apparition de la charpente choriale, dans le cas des coquilles épaisses comme dans celui des coquilles minces, pose des questions difficiles à résoudre. Si le rudiment d'apparence cuticulaire n'est qu'une sécrétion proprement dite, comme beaucoup seront disposés à l'admettre, comment la solidification partielle qui s'y effectue donne-t-elle naissance à des formes spécifiques et régulières? Et si, avec la sécrétion, dont la réalité ne peut être mise en doute, il y a dans le rudiment quelque chose de la cellule elle-même (autre hypothèse qui ne manque pas de fondements), ce quelque chose est-il une trame enrobée dans la chorionine, ou au contraire une partie comprise entre les éléments solides qui finirait par se liquéfier, peut-être après avoir perdu ses rapports avec la cellule ?

Quoi qu'il en soit, il importe de remarquer l'opposition qui se manifeste, au point de vue des processus de formation, entre les deux enveloppes de l'œuf. La membrane vitelline passe par une période de jeunesse et de croissance durant laquelle elle peut présenter une certaine structure, et par une période subséquente de maturation durant laquelle cette structure se modifie : la réunion des matériaux et leur modelage se font en deux temps. Le chorion passe aussi par une période de jeunesse et de croissance, mais l'état acquis à la fin de cette période est définitif.

Il y a opposition encore entre les structures. Celle de la membrane vitelline résulte de la simple inclusion de gouttes graisseuses dans une substance homogène, ou d'une dislocation latérale de cette substance qui la transforme en une sorte de velours ; celle du chorion paraît conditionnée par l'apparition, dans une masse fluide, d'une charpente de chorionine qui

peut être ramenée, malgré son polymorphisme, à un système de travées tendues entre deux pellicules limitantes.

d. Y a-t-il lieu de distinguer un exochorion et un endochorion ?

Le terme *exochorion* a été introduit par LEUCKART (55, p. 135) pour désigner une formation accidentée qui semble se surajouter, chez *Limnobia*, *Culex*, à un chorion homogène. Mais c'est KORSCHELT (87 *a*) qui, adoptant le principe d'une division du chorion en deux zones, a nommé d'après *Bombus* ces deux constituants et en a précisé la définition : l'*endochorion* est une membrane épaisse, d'aspect homogène, d'apparition précoce ; l'*exochorion* une membrane ouvragée, de formation tardive, qui se superpose à la précédente, mais peut aisément s'en isoler. En d'autres mots, l'endochorion au sens de KORSCHELT est la formation interprétée plus haut comme membrane vitelline jeune, l'exochorion du même auteur est le chorion proprement dit.

Les mêmes appellations ont été employées çà et là par d'autres auteurs, mais pas toujours dans leur sens originel. GROSS, par exemple, qui, dans son travail d'ensemble sur l'ovaire des Insectes (03), a pleinement adhéré pour *Bombus* aux idées de KORSCHELT et en a fait la base de son interprétation de l'appareil micropylaire des Syrphides, avait admis antérieurement pour les *Hémiptères* (00) un endochorion *ouvragé* et un exochorion *homogène;* dans un travail ultérieur, le même auteur propose d'appeler *épichorion*, chez *Hæmatopinus*, précisément ce que LEUCKART avait déjà nommé *exochorion*. Pour HENNEGUY (04, p. 294) et BERLESE (09, p. 936) l'exochorion et l'endochorion ne sont pas autre chose que les pellicules limitantes maintenues par les piliers, donc deux zones de l'exochorion au sens de KORSCHELT.

Dans cet état de choses et étant donné que l'endochorion défini par KORSCHELT devient ce qui a toujours été considéré dans l'œuf mûr comme membrane vitelline, ne doit-on pas craindre, en conservant la terminologie de LEUCKART-KORSCHELT, de maintenir dans la question des enveloppes de l'œuf un véritable sujet de confusion, au lieu d'y introduire la précision ?

e. A propos des canaux-pores.

On ne peut guère éviter, en traitant de questions relatives au chorion, de se rencontrer face à face avec la célèbre théorie des canaux-

pores [1] de Leydig. Un très grand nombre d'auteurs y font des allusions, quand ils ne s'y réfèrent pas explicitement, et leur manière d'envisager les structures choriales les plus diverses s'en inspire.

La théorie a été établie sur des chorions épais traversés par des canalicules qui viennent s'ouvrir à l'extérieur par des pores. Leydig (67) l'a surtout formulée d'après un coléoptère du genre *Timarcha*. Pour en rappeler très sommairement les traits principaux, on peut dire que les canaux-pores ne seraient pas sans analogie avec les canalicules dentaires des vertébrés, les cellules choriogènes étant assimilables aux odontoblastes, et le chorion dans son ensemble à la dentine. Leydig admet, en effet, dans le cas de *Timarcha*, un premier temps durant lequel les cellules épithéliales émettent par leur surface libre des prolongements qui sécrètent de la chorionine autour d'eux et un deuxième temps pendant lequel ces prolongements se retirent, en laissant leur moule sous la forme d'un canalicule.

Les apparences présentées à l'observation par une coupe de chorion à canaux-pores ne peut pas différer beaucoup de celles qui ont été signalées plus haut à propos des chorions épais de *Meigenia*, de *Ptychomyia*, etc., et néanmoins il n'y a pas lieu d'appliquer à ces espèces la théorie de Leydig. Nous avons vu que les structures plus compliquées qu'elles présentent se ramènent aisément à la structure typique d'un chorion mince, c'est-à-dire à un système de piliers traversant la petite couche liquide (ou gazeuse) comprise entre les deux pellicules limitantes. Or, il est manifeste que pour réaliser ce système suivant les idées de Leydig, il faudrait supposer, au lieu de cellules à prolongements filiformes élaborant de la chorionine dans les interespaces, des cellules canaliculées comme la dentine et sécrétant dans leurs canalicules la chorionine qui formera les piliers.

---

[1] Le terme original « Porenkanäle » est évidemment mal rendu par les deux mots « canaux poreux » employés par Lahillonne dans sa traduction du *Traité d'Histologie* de Leydig et généralement conservés dans les ouvrages français.

Chapitre II.

Les formations adhésives du chorion, dans les œufs destinés à être collés ou suspendus.

A. État de la question et revision de la littérature relativement au collage.

On sait que les œufs d'un très grand nombre d'insectes adhèrent au support sur lequel ils sont déposés par la mère au moment de la ponte. Le phénomène rappelle si bien celui que l'on provoquerait artificiellement en déposant sur un substratum des corpuscules solides enduits d'une substance gluante, qu'au premier aspect il ne paraît pas autrement digne d'intérêt. Et effectivement on ne trouve pas qu'il ait été l'objet d'aucune étude spéciale.

Si néanmoins on veut préciser l'origine et la signification de la substance adhésive, on se trouve tout de suite en présence de plusieurs possibilités, parmi lesquelles on ne peut pas choisir au hasard.

1° S'agit-il d'une substance étrangère à l'œuf, dont celui-ci s'enduirait à un niveau donné dans les conduits évacuateurs ?

L'idée d'une sécrétion agglutinante est fréquemment exprimée çà et là à propos de l'appareil femelle, ou au moins implicitement acceptée. Déjà pour Siebold (37) les glandes accessoires étaient des glandes à colle. Dufour (44) admettait que sa *substance sébifique*, dont il attribuait à tort la production à l'appareil identifié depuis comme appareil spermathécal, intervenait dans la fixation de l'œuf, même dans sa fixation à la paroi de l'utérus spiralé d'*Echinomyia* (51). Plus récemment, Sasaki (86), Wesché (06), Hewit (07) ont également vu dans les glandes annexes l'origine d'un enduit destiné à la fixation des œufs, et les noms de *Kittdrüsen* (Graber, 72), *adhesive or cement-glands* (Packard, 98), *glandes collétériques* (Henneguy, 04), *ghiandole mucipare, colleteriali* (Berlese, 09), ou les noms équivalents par lesquels on les désigne indiquent suffisamment que cette idée est communément acceptée.

2° S'agit-il d'une substance appartenant à l'œuf au même titre que le chorion et comme cette enveloppe d'origine épithéliale, qui serait uniformément répandue sur toute sa surface ?

On trouve souvent mentionnée une couche gélatinoïde répondant à ces caractères. MEISSNER (54) a été le premier à la signaler chez *Musca vomitoria* (probablement *Calliphora erythrocephala* MG.) en faisant remarquer expressément qu'il s'agit d'une substance préexistant dans la gaîne ovigère. Elle a été retrouvée chez les Muscides successivement par LEUCKART (55, *Dexia*, *Musca vomit.*), LEYDIG (67, *Musca domestica*), HENKING (88, *M. vomit.* (1)). PACKARD (98) fait remarquer que, chez les orthoptères et les odonates, la région micropylaire est généralement recouverte d'une masse gélatineuse pouvant s'étendre sur tout l'œuf. GROSS (00) constate l'existence chez les hémiptères d'une enveloppe albuminoïde formée après le chorion; il confirme explicitement son origine folliculaire et rappelle que LUDWIG (1874) l'a interprétée comme un produit de dissolution des cellules folliculaires et de la propria (2).

Le rôle de cette substance gélatinoïde est mal défini et pourrait d'ailleurs être multiple (3); rien n'oblige pourtant à lui dénier toute intervention comme substance adhésive; seule ou concurremment avec le produit des glandes accessoires elle pourrait suffire à expliquer l'adhésivité faible, mais généralisée, semble-t-il, sur toute la surface de l'œuf, que l'on observe dans un grand nombre d'espèces *(Calliphora, Lucilia...)*.

3° Faut-il, enfin, admettre une substance collante appartenant à l'œuf

(1) Dans ce travail (p. 294), HENKING se bornait à rappeler, en les confirmant dans leur généralité, les résultats de LEUCKART et de MEISSNER. Plus tard (92, p. 175) il a admis pour l'œuf d'insecte en général une triple enveloppe : membrane vitelline, chorion, « Drüsensekret », cette dernière susceptible de se durcir et servant à maintenir les œufs en place, lorsqu'ils sont pondus isolément. Faut-il prendre ce dernier passage comme une rectification du premier ou croire que l'auteur a admis, comme il pouvait le faire sans se contredire, l'existence de deux couches adhésives ?

(2) Dans un travail ultérieur, GROSS (05, p. 370) donne comme une chose nouvelle et « ohne Analogon » que les cellules épithéliales d'*Hæmatopinus* finissent par se transformer en « Eiweisshülle ». L'idée, en réalité, était ancienne.

KORSCHELT (87*b*, p. 386) se refuse à accepter cette idée et pense que le recouvrement muqueux de l'œuf provient plutôt du conduit d'évacuation ou des glandes qui lui sont annexées : « Es können also die Reste des Eikammerepithels und der Tunica propria nicht in der Weise, wie einige der oben genannten Autoren vermuthen, den schleimigen Ueberzug der Insekteneier liefern, sondern dieser dürfte vielmehr von den Leitungswegen oder ihren Anhansgebilden ausgeschieden werden ».

(3) D'après KÖHLER (07), la couche albuminoïde superposée au chorion pourrait avoir pour but soit de détacher l'œuf de l'épithélium folliculaire, soit de faciliter son glissement le long des conduits d'évacuation, soit de permettre l'acheminement des spermies vers le micropyle. De ces trois hypothèses les deux premières peuvent être considérées comme plausibles, mais la troisième ne paraît pas tenir suffisamment compte des faits. Tout semble indiquer que, chez les Muscides notamment, les spermies arrivent directement de l'appareil spermathécal sur le micropyle, sans avoir à y affluer de divers points de la surface de l'œuf.

et dérivée de l'épithélium choriogène, mais localisée sur une partie de la coquille ? Cela s'impose dans un très grand nombre de cas.

Il existe des œufs tellement préparés d'avance pour le collage dans une situation déterminée et par une partie déterminée de leur surface que, si on vient à les jeter sans ordre, mais humides, sur un substratum quelconque, ils y prennent d'eux-mêmes cette situation et y demeurent adhérents par cette partie. L'expérience est particulièrement frappante avec les œufs bicolores des *Gonia*, noirs sur le côté dorsal, blancs sur le côté ventral, que l'on peut extraire par centaines de l'utérus incubateur, à une époque convenable du développement embryonnaire : déposés sans précaution spéciale sur un porte-objet humide, ils se retournent au besoin comme des œufs de grenouille qu'on aurait jetés dans l'eau et, la dessiccation survenant, restent collés par la face ventrale. Œufs de grenouille et œufs de *Gonia* se retournent parce qu'ils sont lestés, ceux du Batracien par une accumulation locale de vitellus, ceux du Tachinaire par une masse gluante gonflée d'eau qui existe à leur face ventrale, et la position dans laquelle ils s'arrêtent est celle qui correspond au plus grand abaissement du centre de gravité.

R. de Sinéty (01) paraît être le premier qui, en présence d'un phénomène du même genre au fond, observé par lui chez certains Phasmes, ait compris la nécessité de lui assigner une cause locale et inhérente au chorion lui-même. La substance adhésive est pour lui le résultat d'une modification survenue à un moment donné dans la marche du travail choriogène; en d'autres termes, cette substance n'est qu'une portion du chorion adaptée à une fonction spéciale.

Divers exemples que nous allons avoir à examiner confirment pleinement cette vue. Mais il y a plus en général qu'une modification du chorion et le tout de la différenciation qui prépare l'adhérence ne réside pas dans les cellules choriogènes, il y intervient aussi une modification corrélative de l'œuf. Les faits qui vont être exposés dans les paragraphes qui suivent peuvent se formuler d'avance dans la proposition suivante :

Lorsque l'œuf doit être fixé dans une situation déterminée, l'adhésivité y est préparée dès l'époque où se constituent les enveloppes, par un travail complexe, imputable en partie à l'œuf lui-même (modification de la forme générale ou du contour), en partie aux cellules de l'organe maternel (différenciation du chorion).

B. Face ventrale du chorion, dans les œufs où elle est adhésive.

C'est le plus souvent par la face ventrale que se fait le collage.

Cette face est alors plus ou moins aplatie chez les Muscides, ou même sensiblement excavée, et une première question qui se pose c'est de savoir comment il faut comprendre une telle modification.

Elle survient à l'époque même où s'organisent la membrane vitelline et le chorion. On pourrait être tenté, à première vue, de n'y voir qu'un effet de la compression mutuelle des ovarioles; mais cette cause est évidemment à rejeter, car la compression tendrait plutôt à rendre le contour prismatique et on devrait constater son influence avant tout sur des œufs à coque fine, présents en grand nombre dans les ovaires riches et compacts comme ceux d'*Echinomyia*. D'ailleurs l'existence fréquente d'une crête plus ou moins marquée, suivant la ligne de raccordement de la partie dorsale avec la partie ventrale, suffit à montrer que l'aplatissement est typique, nullement accidentel.

Quel en est le point de départ ou le *primum movens?* Est-ce une dépression préalable de l'ovocyte qui oblige son enveloppe épithéliale à se déformer, ou cette enveloppe qui, en prenant d'elle-même un contour nouveau, l'imposerait à l'ovocyte ? Aucune raison contraignante ne force, il est vrai, à accepter une des deux hypothèses à l'exclusion de l'autre, mais toutes les probabilités sont pour la première. Doué d'une autonomie déjà sensible dès sa première différenciation et qui ne peut que s'accentuer à une époque où il est sur le point de s'isoler de l'organisme maternel, l'ovocyte tend à prendre de lui-même sa forme spécifique; les cellules choriogènes, au contraire, sont des éléments indifférents et subordonnés, obéissant vraisemblablement, dans leurs différenciations morphologiques et fonctionnelles, à des excitations qu'ils reçoivent de lui. D'ailleurs on comprendrait mal, dans l'espèce, le mécanisme d'un changement de forme où l'ovocyte ne serait que passif. Voudrait-on y voir un effet d'une plus grande pression exercée localement par des cellules en voie d'allongement ? L'idée peut tout d'abord paraître acceptable, mais on la trouve en désaccord avec le fait que dans certains cas un allongement local des cellules choriogènes est lié à une surélévation du chorion, non à une dépression (phénomène précédant la formation du pédoncule, dans l'œuf de *Carcelia)*. Enfin, nous verrons ci-après,

en étudiant chez *Nemorilla* la déformation dont il s'agit, que les caractères des cellules choriogènes conduisent à lui reconnaître une origine intrinsèque.

Les différenciations choriales associées au changement de contour de l'œuf sont plus diversifiées qu'on n'aurait pu être porté à le supposer. Elles réclament une étude quelque peu détaillée. Pour plus de clarté on peut y distinguer provisoirement quatre types.

I. Type de Tricholyga, FIG. 1*t* : *Une zone interne* a, *structurée, se décolorant dans l'alun ferrique, très peu développée du côté ventral, devenant de plus en plus épaisse à mesure qu'on passe au côté dorsal où elle constitue la presque totalité du chorion; une zone* b, *homogène, retenant l'hématoxyline ferrique, épaisse sur la face ventrale, mais s'amincissant progressivement sur les côtés pour disparaître sur le dos ou n'y demeurer représentée que par une pellicule; une zone complémentaire* c, *sans structure ni forme propre, surajoutée tardivement sur la face ventrale seule.*

Tel est l'état de choses réalisé le plus fréquemment, à ce qu'il semble, chez les espèces à œuf court, macrotype, du 1er groupe parasitique (Mém. I, p. 34). Il est schématisé ci-contre d'après un œuf de *Tricholyga* déjà collé sur une chenille.

FIG. 1*t*. Partie de la coupe transversale du chorion chez *Tricholyga major* (semi-schématique). *a*, zone structurée; — *b*, zone homogène; — *c*, couche complémentaire; — *c'*, sa continuation probable sur la face dorsale; — *d*, côté dorsal de l'œuf; — *v*, côté ventral

La couche accessoire mise à part, on voit que le chorion ventral proprement dit est beaucoup plus mince que le chorion dorsal et formé en grande partie d'une substance homogène, peut-être molle et collante à frais, susceptible en tout cas de se durcir, qui paraît correspondre à une *limitante externe* extrêmement développée. Une structure ouvragée étant l'indice d'une aptitude aux échanges avec le milieu (suivant une idée émise déjà par LEUCKART (55) et tout à fait justifiée objectivement, comme nous aurons à le constater dans un chapitre spécial), on peut dire que la différenciation du chorion en vue de la fixation est réalisée aux dépens de la différenciation respiratoire, celle-ci n'ayant pas d'ailleurs de raison d'être dans une partie directement appliquée sur le substratum.

La couche accessoire, qui constitue la glu proprement dite, a une allure irrégulière et une épaisseur fort variable, paraissant dépendre en très grande partie de son degré d'imbibition. Très visible et épaisse à frais et dans l'eau où elle se gonfle sans se dissoudre *(Meigenia)*, elle est à peine ou pas du tout distincte sur beaucoup d'œufs collés, qui se détachent au cours des traitements, quand on cherche à les enrober en place *(Meigenia, Thrixion)*. Il est probable qu'elle se continue latéralement et dorsalement sous la forme d'une pellicule extrêmement délicate qui serait la couche gélatinoïde de MEISSNER, *c'*.

Ces diverses parties ont pour commune origine l'enveloppe épithéliale de l'ovocyte. Lors de la première apparition du chorion, toutes les cellules qui la constituent sont semblables entre elles, à peu près (¹), et toutes montrent la même activité fonctionnelle; mais tandis que dans les cellules dorsales cette activité se maintient telle quelle, dans les cellules ventrales elle subit à deux époques données une brusque déviation à laquelle correspond successivement l'élaboration de la couche homogène *b* et celle de la couche complémentaire *c*. Déviation brusque, il ne s'agit pas en effet d'une modification graduelle de la manière de travailler, mais de la substitution d'une manière à une autre; c'est la confirmation d'une idée déjà exprimée par KORSCHELT (87 *a*), que les mêmes cellules peuvent sécréter diverses substances les unes après les autres.

Les modifications du physiologisme ne vont pas sans doute sans modifications de structure intime ou même de morphologie. Malheureusement il est difficile de rien préciser à cet égard sur un matériel toujours peu abondant et que la présence de coquilles épaisses rend assez rebelle à la technique. Ce qui se constate aisément, c'est que les cellules diminuent de hauteur, au moins à partir d'une certaine époque, à mesure qu'elles forment de nouvelles strates choriales, comme si elles s'usaient par leur partie sécrétante; mais les cellules dorsales s'usent plus vite que les ventrales, si bien qu'au moment où les zones *a* et *b* sont complètes, les premières sont généralement placoïdes et offrent un aspect ruineux, les secondes étant encore hautes et relativement prospères.

(¹) Les différences de hauteur signalées plus haut entre les cellules dorsales et les cellules ventrales paraissent bien survenir à cette époque, mais plutôt après que la formation du chorion est déjà lancée.

Ce fait paraît fournir de bonnes indications sur la genèse particulière de la couche gélatinoïde. Toutes les circonstances observées tendent à faire écarter définitivement l'ancienne opinion de LUDWIG, en tant qu'elle serait entendue au sens strict d'une histolyse proprement dite de la propria et des cellules épithéliales : la propria se conserve, l'épithélium dégénéré mais non dissous est abandonné à la base de l'ovariole à titre de *corps jaune;* KORSCHELT (87 *b*) avait donc raison de s'opposer à des idées qui, sous leur forme originelle, s'écarteraient des faits. Elles échapperaient à ce reproche si, au lieu de résolution histolytique, on parlait d'une dernière phase d'activité choriogène survenant lorsque le chorion proprement dit est achevé et l'épuisement des cellules manifeste, phase sénile à laquelle correspondrait un produit abondant, mais amorphe, rappelant plus ou moins les caractères d'une matière cytolytique, comme paraît être la couche dont il s'agit. Si, au moment où cette phase se déclare, toutes les cellules sont au même degré d'épuisement, la sécrétion formera une couche généralisée, plus ou moins saisissable à l'observation, la couche de MEISSNER, *c'*; si les cellules ventrales sont sensiblement plus hautes et mieux conservées, elles produiront dans le même temps une plus grande épaisseur de matière et on aura la glu localisée, *c*.

Variantes. — 1. Dans quelques œufs macrotypes du groupe I, la zone structurée paraît manquer totalement sur la face ventrale, mais la zone homogène continue de s'emboîter avec elle, en s'y superposant, sur le pourtour latéral, FIG. **2**$_t$ *(Meigenia floralis)*. Cela revient à dire qu'au point de vue de l'activité choriogène il faut distinguer dans l'ensemble de l'épithélium trois régions : une région dorsale où les cellules élaborent jusqu'à la phase sénile du chorion structuré; une région ventrale où les cellules produisent pendant tout ce temps du chorion homogène; une région latérale de transition où les cellules, après avoir travaillé plus ou moins longtemps, suivant leur situation plus ou moins dorsale, comme celles de la première catégorie, se mettent brusquement à travailler comme celles de la seconde.

FIG. **2**$_t$. Partie de la coupe transversale du chorion avant l'apparition de la couche complémentaire chez *Meigenia floralis* (semi-schématique).

Les lettres ont la même signification que dans la FIG. **1**$_t$.

2. Dans les œufs microtypes du groupe II (Mém. I, p. 46), le chorion ventral proprement dit est également tout entier homogène, mais au lieu de s'emboîter latéralement avec le chorion ouvragé, il se raccorde avec lui par simple juxtaposition, FIG. 3$_t$ *(Frontina)*. Il faut admettre ici que les différenciations fonctionnelles auxquelles correspondent les deux sortes de productions choriales ne se succèdent pas dans les mêmes éléments, mais sont localisées dans les cellules de régions contiguës.

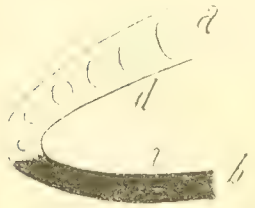


FIG. 3$_t$. Partie de la coupe transversale du chorion avant l'apparition de la couche complémentaire chez *Frontina lœta* (semi-schématique).

Les lettres ont la même signification que dans la FIG. 1$_t$.

2. Type de Winthemyia, FIG. 4$_t$: *Une zone interne* a, *typiquement structurée, s'atténuant de plus en plus à mesure que l'on va vers la ligne médiane ventrale où elle disparaît totalement, augmentant d'épaisseur à mesure que l'on avance vers la région dorsale où elle constitue toute l'épaisseur de la coquille; une zone* b, *homogène, constituant dans la région moyenne de la face ventrale toute l'épaisseur du chorion, superposée à* a *en dehors de cette région et clivée latéralement en deux feuillets dont l'un demeure appliqué sur le chorion structuré, l'autre devenant libre sous la forme d'une lame bordante souvent déchiquetée en dessous.*

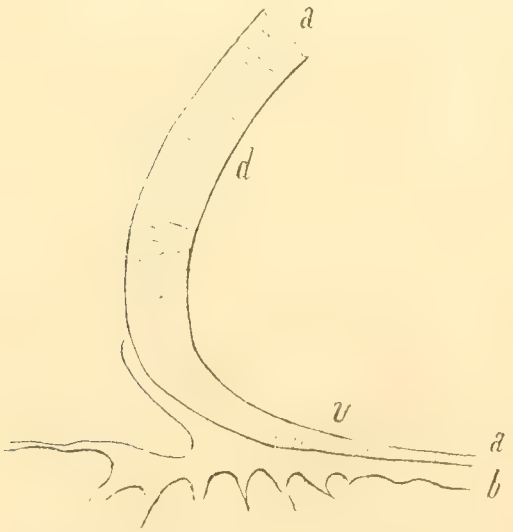


FIG. 4$_t$. Partie de la coupe transversale du chorion chez *Winthemyia 4-pustulata*, d'après un œuf collé sur une chenille.

a, zone choriale structurée; — *b*, zone homogène; — *d*, côté dorsal; — *v*, côté ventral.

Le rapprochement des FIG. 4$_t$ et 1$_t$ pourrait incliner à identifier la formation débordante de *Winthemyia* avec la zone *c* de *Tricholyga;* mais le fait que, dans toute une plage de la région ventrale (en dehors des limites de la figure), cette formation constitue toute l'épaisseur du chorion proprement dit, doit la faire rapporter à la zone *b*. D'autre part, il est manifeste qu'il s'agit ici d'une zone choriale plastique, susceptible de se mouler sur les accidents de surface du substratum et ayant de la tendance à s'effilocher, donc visqueuse; c'est une indication à l'appui de l'idée

émise plus haut que la zone anhiste *b* est molle à frais et probablement collante. Il est même possible qu'elle soit apte à se gonfler en s'imbibant sur une certaine profondeur et à remplacer ainsi la formation complémentaire, chez certaines espèces.

3. Type de Nemorilla, FIG. 5*t* : *Une zone structurée assez épaisse*, a, *émettant sur les côtés une expansion laminaire* l *qui limite la surface d'assiette de l'œuf et augmentant progressivement d'épaisseur en passant à la région dorsale; une zone homogène* b, *beaucoup moins développée que dans les types précédents, à peu près réduite à des nodules irréguliers et ne dépassant pas la base de la lame bordante, probablement adhésive par elle-même.*

Ce type rappelle celui de *Winthemyia* par l'existence d'une lame bordante, seulement cette expansion est ici beaucoup mieux définie dans sa forme, enroulée en volute, au moins dans l'ovariole, et dépend de la zone structurée, non de la zone homogène ; pourtant la structure s'y oblitère progressivement de la base au bord libre.

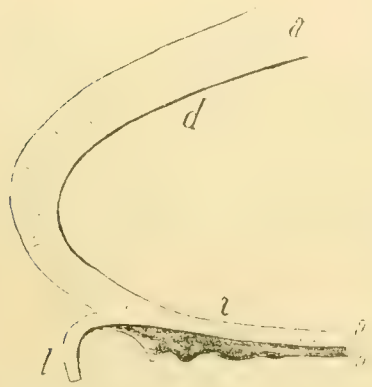


FIG. 5*t*. Partie de la coupe transversale du chorion chez *Nemorilla maculosa*.

a, zone choriale structurée; — *b*, zone homogène; — *l*, lame bordante; — *d*, côté dorsal de l'œuf; — *v*, côté ventral.

La zone homogène est beaucoup moins importante que dans les types jusqu'ici examinés. Au lieu d'une couche épaisse constituant le facteur principal ou même unique de la coquille, sur la face ventrale, il ne s'agit à proprement parler que d'une pellicule portant des nodules irréguliers, denses, assez avides de matières colorantes, manifestement destinés à faciliter l'adhérence en s'engrenant avec les petites aspérités du substratum et, suivant toute vraisemblance, collants par eux-mêmes, FIG. 2 et 34, *na*.

Les coupes des chambres ovocytaires fournissent sur les cellules formatrices quelques renseignements qu'il convient de relever. Au stade de la FIG. 1, antérieur à l'apparition des nodules, les cellules ventrales sont beaucoup plus hautes mais moins larges que les dorsales. La différence ne tient pas pourtant à ce que les unes se seraient allongées, tandis que les autres s'affaissaient, mais à ce que les unes ne se sont pas affaissées en même temps que les autres. Or, l'affaissement des cellules est certainement dû à

ce que leurs extrémités, assujetties à demeurer en contact avec la surface de l'ovocyte et à l'accompagner dans le mouvement de croissance rapide qu'elle effectue à cette époque, se trouvent équivalemment soumises à des tractions latérales s'exerçant en tous sens : elles doivent s'élargir sans accroître leur masse, par suite aux dépens de leur hauteur. L'affaissement devient ainsi un indice révélateur de la croissance ovocytaire : là où il s'accentue, la région correspondante de l'ovocyte est en voie d'accroissement; là où il est moins marqué, l'accroissement de la région correspondante est en retard.

On se trouve ainsi amené à admettre que l'accroissement de l'œuf, au moment où il acquiert sa dernière forme, est moindre ventralement que dorsalement. Déjà nous avions dû accepter comme extrêmement probable que l'aplatissement ventral reconnaît un déterminant intrinsèque à l'œuf; ici nous saisissons le mécanisme de la détermination, c'est un retard dans la croissance.

Un détail secondaire à signaler, c'est que toutes les cellules ventrales ne se comportent pas identiquement de la même manière. Sur une coupe transversale on les voit augmenter successivement de hauteur à partir de la volute pour diminuer de nouveau avant la ligne médiane, si bien qu'il existe ventralement deux bandes épithéliales particulièrement riches. Une seule est reproduite sur la FIG. 1. Il n'a pas été possible de reconnaître si cette circonstance s'exprime de quelque manière dans le chorion; c'est extrêmement probable.

La FIG. 2 permet de constater que les différences apparues aux débuts du travail choriogène sont encore bien marquées durant l'élaboration des nodules anhistes. On peut croire qu'à une époque immédiatement voisine de la descente de l'ovocyte, et donc à l'époque où les cellules choriogènes vont entrer dans leur phase sénile, celles de la région ventrale sont encore en état d'élaborer une couche accessoire analogue à la couche *c* de la FIG. 1; elle n'a pas été observée directement, faute d'un matériel approprié, mais son existence paraît vraisemblable.

On entrevoit ici et on ne peut qu'admirer la simplicité des processus qui s'enchaînent pour préparer de loin la fixation de l'œuf : un arrêt local de la croissance détermine l'aplatissement ventral, modification éminemment propre à augmenter les points d'adhérence avec le substratum; du même coup toute une catégorie de cellules choriogènes échappe aux tiraillements déformateurs et se trouve conservée dans un état de jeunesse relative, certainement en rapport avec la suite des physiologismes spéciaux d'où dépendra la diversité de leur travail choriogène.

L'idée se présenterait aisément que la volute latérale doit correspondre à une matrice cellulaire de caractères spéciaux; il ne paraît pas qu'il en soit ainsi. Sur les coupes on trouve toujours que cette expansion du chorion est en rapport avec des cellules d'aspect très commun; elle semble se différencier au sein du cytoplasme avec sa forme définitive et devenir libre, au moment voulu, par suite d'un simple retrait, FIG. **1** et **2**.

4. Type de Gymnosoma, FIG. **6**$_t$: *Une zone structurée* a, *assez développée ventralement, s'épaississant sur le bord de la surface d'assiette où elle forme une arête mousse,* l, *redevenant ensuite plus mince* (¹), *tout en conservant sur la face dorsale, où elle forme tout le chorion, une épaisseur plus grande que sur la face ventrale; une zone spéciale en gâteau d'abeilles localisée sur la surface d'assiette, formée d'un matériel homogène en soi, correspondant par suite à la zone* b *des types précédents, adhésive probablement par elle-même, l'adhésivité pouvant être complétée par apposition finale d'une couche complémentaire.*

FIG. **6**$_t$. Partie de la coupe transversale du chorion chez *Gymnosoma rotundatum.*

a, zone structurée; — *b*, zone en gâteau d'abeilles; — *l*, arête latérale; — *d*, côté dorsal de l'œuf; — *v*, côté ventral.

Ce type, réalisé chez *Gymnosoma rotundatum* et suivant toute apparence chez les espèces affines est particulièrement remarquable. Robustesse à part, le chorion ouvragé ordinaire rappelle celui de *Nemorilla* par ce double fait qu'il acquiert un assez grand développement même sur la face ventrale, et qu'il tend à émettre sur le côté une excroissance bordante; seulement, au lieu de s'étendre en lame, l'excroissance forme ici une arête émoussée ou tronquée.

(¹) Cet amincissement rend compte de la dépression dorsale que l'on observe très généralement sur les œufs pondus.

La formation destinée à réaliser l'adhérence est rigoureusement localisée sur la face ventrale et offre une manière d'être toute nouvelle. A faible grossissement, sur des coupes normales à la surface de l'œuf, elle apparaît comme une frange de filaments grossiers, larges, formés d'une substance homogène beaucoup moins colorable que le chorion structuré ordinaire, FIG. 4, *ca*. Les coupes tangentielles permettent de reconnaître qu'il s'agit en réalité d'une formation creusée d'alvéoles prismatiques typiquement polygonaux et dressés perpendiculairement, mais souvent peu réguliers dans leur contour comme dans leur direction, pouvant être intéressés transversalement même sur des coupes normales à la surface de l'œuf. La FIG. 5 montre, à un grossissement moyen, l'image d'un groupe de ces alvéoles intéressés transversalement, et la FIG. 6, *ca*, un de leurs aspects en coupe oblique.

D'ordinaire la transition est brusque entre la zone structurée ordinaire et la formation alvéolaire; sur des préparations correctement colorées, la première se teinte parfois seule. Mais dans beaucoup de procédés où l'on ne vise que la mise en évidence des facteurs histologiques, comme la coloration en masse par la cochenille, toute différence disparaît aisément; sur la FIG. 6, empruntée à une coupe traitée de cette manière, il n'a pas été possible d'en tenir compte!

Voici, sur le mode de formation de la zone alvéolée, les renseignements qui ont pu être recueillis.

Au moment où son élaboration vient de prendre fin, la coupe de la chambre ovocytaire offre l'aspect reproduit FIG. 6 : l'épithélium ventral *fv* ne diffère pas sensiblement de l'épithélium dorsal *fd*, l'un et l'autre constituent une lame de revêtement à surfaces lisses ou simplement bosselées au niveau des noyaux. C'est une uniformité de date récente, établie brusquement à un moment donné, après avoir fait défaut durant toute la période qui correspond à la formation des alvéoles.

La FIG. 7 représente le côté dorsal de la chambre durant cette période, la FIG. 8 le côté ventral. Du côté dorsal, le chorion et l'épithélium sont déjà, à l'épaisseur près, ce qu'ils seront au stade de la FIG. 6. Du côté ventral, on distingue dans le chorion la zone structurée interne de formation plus ancienne, *cv*, et une zone récente, *ca*, d'épaisseur totale considérable, creusée d'alvéoles dont quelques-uns, *ao*, ont été intéressés transversalement et apparaissent comme des cavités irrégulières, et dont les autres, *al*, sont coupés longitudinalement. L'épithélium est de forme très haute. On y re-

connait une zone externe d'aspect syncytial et une série de robustes prolongements internes correspondant aux cellules et portant le noyau, qui pénètrent dans les alvéoles. Manifestement, le matériel a été maltraité par les réactifs; la plus grande partie sinon la totalité des espaces clairs qui règnent entre les parties choriales et les parties cytoplasmiques doit être imputée à cette cause. Pour rétablir les rapports naturels il convient de supprimer idéalement ces vides de rétraction et de supposer que les prolongements cellulaires, d'une part, s'avancent jusqu'au fond des alvéoles et que les parois de ceux-ci arrivent, d'autre part, au fond des interespaces compris entre les saillies épithéliales.

Un tel état de choses suppose évidemment que les cellules, après avoir élaboré par leur surface apicale ou interne seule, une couche de chorion ordinaire, se sont mises à chorioniser à la fois par cette surface et par la partie interne de leur surface latérale. Les parois alvéolaires apparaissent ainsi comme de véritables murs mitoyens construits pour moitié par chacune des cellules qu'ils séparent. Conformément à une loi très générale de biologie cellulaire, les noyaux siègent, durant cette période, dans la région de plus grande activité élaboratrice, vers l'apex du corps cellulaire. Les tractus plus ou moins distincts qui courent encore çà et là des parties cytoplasmiques aux parois des alvéoles, à travers les vides de rétraction, sont un indice des rapports très intimes qui unissent la cellule choriogène et son produit; ils tendent à montrer que si celui-ci comprend, comme facteur quantitativement très prépondérant et en apparence amorphe, une simple sécrétion, la chorionine, on doit y admettre néanmoins un facteur qui serait structuré, au moins primitivement, et représenterait une dépendance de la trame cellulaire.

Le passage de la FIG. **8** à la FIG. **6** se fait brusquement et consiste en ce que les prolongements cellulaires se rétractent en rentrant en quelque sorte dans la zone basale, l'épithélium devenant par le fait même une membrane à surfaces égalisées. La FIG. **9**, empruntée à une chambre ovocytaire à peine plus avancée que celle qui a fourni les deux figures précédentes, montre la rétraction prise sur le fait : à gauche se voient encore trois saillies intra-alvéolaires où le mouvement se trahit déjà par une déformation du contour nucléaire, passive sans doute, mais en tout cas significative, les lobes apparus se montrant orientés vers la zone basale; viennent ensuite un noyau *nr* déjà entraîné dans la zone basale où il s'est aplati horizontale-

ment, comme c'est le cas ordinaire dans les épithéliums épuisés, un reste de cellule non encore rétracté et deux noyaux pareils à *nr*.

On serait mal venu à vouloir que les réactifs n'aient aucune part dans ces phénomènes, mais le rapprochement avec l'état de choses définitif permet de supposer que leur intervention n'a guère fait que hâter une rétraction physiologiquement imminente.

Par ses attributs chimiques, la formation alvéolée diffère sensiblement du chorion ordinaire et paraît se rapprocher davantage d'une cuticule : elle n'est pas sensiblement attaquée à froid par les hypochlorites alcalins, à l'inverse de la chorionine, et résiste bien, même à chaud, à la potasse.

Physiquement, tout semble indiquer qu'il s'agit d'une matière molle et collante, tant qu'elle est imbibée d'eau. Ce serait la formation adhésive proprement dite. Rien n'empêche de supposer qu'elle se complète tardivement par l'apposition d'une dernière sécrétion équivalente à la couche de Meissner.

Résumé. — Si on envisage d'un coup d'œil d'ensemble les principaux traits de la différenciation adhésive telle qu'on l'observe dans les types d'œufs examinés, on reconnaît aisément qu'ils justifient la proposition générale énoncée à la fin du paragraphe précédent. L'aptitude de l'œuf à être fixé dans une attitude déterminée dépend d'un travail précoce de préparation effectué en partie par l'œuf lui-même, en partie par l'organe maternel où il se développe.

La part de l'œuf consiste avant tout dans un ralentissement de croissance localisé sur la future surface d'assiette, qui se traduit par un aplatissement; cette modification, d'apparence purement passive, aura entre autres utilités celle d'augmenter le nombre des points d'adhérence. En plus de cette transformation active de la surface générale, dont le caractère se déduit des cellules choriogènes, on peut supposer dans l'œuf le point de départ de tout un jeu de stimuli agissant sur ces mêmes cellules et en déterminant au moins en partie le fonctionnement, mais leur existence demeure conjecturale.

La part de l'organe maternel comporte quelquefois une différenciation morphologique dans les cellules choriogènes de la région ventrale *(Gymnosoma, Nemorilla)* : c'est une modification immédiatement observable. Toujours elle comporte au moins une différenciation fonctionnelle dans ces mêmes cellules, observable dans ses effets : du premier coup *(Meigenia,*

Gonia), ou seulement après avoir travaillé quelque temps comme les cellules dorsales *(Nemorilla, Tricholyga...)*, ces éléments ne forment plus qu'une zone choriale différenciée en vue de l'adhérence. Cette zone, souvent très remarquable par des particularités de forme qui doivent assurer un contact plus intime avec le substratum (nodules de *Nemorilla*, alvéoles de *Gymnosoma)*, est formée d'une substance homogène et paraît se compléter par une sécrétion tardive, la substance gélatinoïde de Meissner.

C. Pédoncules fixateurs dépendant du chorion chez les Diptères.

Le rôle d'organe fixateur attribué avec quelques réserves, dans le mémoire précédent (Pantel, 10, p. 101), à l'appendice postérieur de l'œuf de *Carcelia cheloniæ*, vient d'être confirmé par Nielsen (11) d'après une espèce voisine, C. *gnava* B. B., où il présente identiquement les mêmes caractères. Il s'agit bien d'une colonnette rigide terminée par un épatement adhésif déjeté de côté, qui permet à la mouche de fixer son œuf en situation dressée soit sur un poil, soit directement sur la peau de l'hôte. Par là s'établit un rapport curieux de convergence parasitaire entre certaines *Muscidæ* parasites des chenilles et les *Œstridæ* parasites des Mammifères; on sait en effet que les œufs de celles-ci sont attachés aux poils de l'hôte par un pédoncule à extrémité dilatée. Il n'y a que plus d'intérêt à étudier d'un peu près la nature et le développement de l'organe chez *Carcelia*, les processus formateurs ne pouvant guère manquer de se répéter parallèlement dans les deux groupes, au moins tant qu'il ne s'agit que des grandes lignes.

Ces processus, chez *Carcelia*, se ramènent à une différenciation locale du chorion, comme ceux qui viennent d'être analysés dans le paragraphe précédent, mais à une différenciation particulièrement accentuée dans le sens morphogénique : au lieu d'aboutir à la simple formation d'une partie de l'enveloppe protectrice de l'œuf, elle a pour terme la création d'un organe en quelque sorte surajouté à cette enveloppe et se dressant perpendiculairement sur elle.

On s'imaginerait aisément qu'un tel appendice peut avoir la même origine que les *rayons* bien connus de *Nepa* et de *Ranatra*, ou une origine analogue. Ce rapprochement doit être tout de suite écarté. Les rayons sont

produits par un petit nombre de cellules choriogènes caractérisées par des modifications profondes de leur cytoplasme et de leur noyau ; le pédoncule à étudier est l'œuvre en commun d'un grand nombre de cellules relativement peu différenciées dans leurs caractères généraux, surtout remarquables par les déplacements qui modifient leur orientation.

Les FIG. **70**, **71**, **72**, qui reproduisent en coupe médiane et à trois stades successifs la région postérieure de la chambre ovocytaire, permettent de suivre dans ses traits les plus importants le développement de l'organe. Il est contemporain de la dernière résorption des cellules nourricières et de la formation du micropyle.

Ses premiers débuts sont annoncés par un allongement de cellules que l'on pourrait appeler ovifuge, car il tend à éloigner de l'ovocyte une grande partie du corps cytoplasmique et le noyau lui-même. Cet allongement s'accuse progressivement, à partir d'une limite assez distante du pôle, pour atteindre son maximum au voisinage de ce point, à la place où se dressera le futur appendice, FIG. **70**. On s'assure, en comparant des chambres de divers âges, que l'image ici dessinée correspond bien à un allongement proprement dit, et ne tient pas, comme c'était le cas pour l'épithélium ventral de *Nemorilla*, à la simple persistance locale d'un état antérieur. Il est vrai qu'à un stade beaucoup plus jeune toutes les cellules étaient hautes, mais toutes se sont affaissées comme à l'ordinaire lors du dernier accroissement de l'ovocyte, bien que l'affaissement soit demeuré moins sensible dans la région postérieure, et c'est seulement après ce phénomène offert par toutes les espèces, pendant que se constitue la membrane vitelline (ici bien reconnaissable à son état homogène et au clivage rétractionnel qu'elle montre d'un côté), que l'on trouve l'état de choses correspondant à la figure.

Un peu plus tard, lorsque les premières strates choriales commencent à se dessiner sur le pourtour de l'œuf, le mouvement ovifuge s'accentue, l'ensemble des cellules allongées forme une élevure en pain de sucre où les noyaux sont situés périphériquement, tandis que la région axiale, demeurée d'abord claire et sans détails, laisse bientôt reconnaître le contour de l'appendice, FIG. **71**. C'est une colonne de matière dense, où la décoloration par l'alun ferrique a fait apparaître une zone périphérique plus pâle, qui semble ne dénoter, par rapport aux parties sous-jacentes, qu'une moindre condensation; un peu plus tard, on trouve que l'apparence d'homogénéité masque en réalité une dégradation de la structure fondamentale du chorion, qui est progressivement plus complète de la base au bout libre. L'ap-

pendice est un peu arqué, sur la coupe dessinée; du côté de l'œuf il s'élargit et passe peu à peu au chorion ordinaire.

La FIG. **72** reproduit, coupée suivant son plan de symétrie, l'extrémité libre du pédoncule avec la région épithéliale correspondante. L'appendice a sa forme définitive. Les cellules latérales ont conservé en dehors l'aspect qu'elles avaient au stade de la figure précédente, mais elles se sont transformées en dedans en lanières étroites ayant de la tendance à s'isoler les unes des autres sous l'action des réactifs et arquées d'avant en arrière, si bien que, si l'on compare la direction actuelle de leur partie proximale avec la direction générale de la cellule au stade de la FIG. **70**, on peut dire que cette partie a tourné de près de 180° par rapport à l'axe de l'œuf; les lanières sont plus longues du côté qui correspond à la béquille terminale et par suite la tige de l'appendice est sensiblement excentrique, par rapport à l'élevure cellulaire, ainsi qu'on le voit au mieux sur les coupes transversales, FIG. **73**. Les cellules apicales, demeurées plus basses, sont disposées en dôme au-dessus de la béquille.

Le mécanisme de ces modifications successives est difficile à analyser dans le détail. On peut en tout cas dire où il ne faut pas le chercher et indiquer les processus qui semblent en faire le fond.

L'état de choses définitif auquel correspond à peu près la FIG. **72** est exactement celui auquel devrait aboutir, si elle pouvait être admise, une croissance propre de l'appendice entraînant en arrière la partie des cellules qui s'y trouve appliquée. Mais il ne saurait être question d'attribuer un pareil mouvement à une masse inerte de chorionine dont toute la croissance doit consister dans l'apposition de nouvelles strates fournies par l'épithélium.

Peut-on supposer que les cellules seraient saisies à un moment donné d'un mouvement ovifuge et tendraient à entraîner l'appendice contre lequel elles sont arcboutées? L'idée d'une semblable poussée d'avant en arrière, mise en avant par l'auteur du présent travail (98, p. 191, fig. 73, 75) à propos des rapports observés entre le stigmate postérieur et ses cellules matricielles, chez les larves de *Thrixion*, pourrait être admise à la discussion une fois donnée l'orientation définitive des éléments, mais c'est là précisément une des circonstances à expliquer.

La simple considération d'une multiplication cellulaire assujettie à s'accomplir dans des conditions un peu spéciales semble devoir donner de meilleurs résultats. Disons tout de suite qu'aucun indice de division indi-

recte ou directe n'a pu être saisi dans les coupes étudiées, peut-être parce que les phénomènes sont particulièrement rapides; mais à comparer l'état de l'épithélium tel qu'il se présente avant et après le développement de l'appendice il n'est pas possible de mettre en doute l'existence d'une phase de multiplication cellulaire. Il n'en faut pas davantage, pourvu que la multiplication se fasse dans certaines conditions de rapidité et de localisation, pour faire apparaître les dispositions observées.

Que la pullulation soit modérément rapide et localisée dans les cellules de la région postérieure alors que tout le reste de l'enveloppe choriogène demeure au repos; que les cellules néoformées soient assujetties à garder leur nature de cellules d'épithélium simple, c'est-à-dire à ne pas rouler les unes sur les autres, mais à former une assise unique sans perdre contact avec la surface générale de sécrétion; que l'œuf enfin ait cessé de s'accroître, les compressions latérales résultant de l'intercalation d'éléments nouveaux ne pourront que déterminer un recul de la masse cellulaire principale et l'allongement de la partie proximale : c'est l'état auquel correspond la FIG. **70** [1].

Suppose-t-on le mouvement de multiplication plus rapide et plus strictement localisé, le recul tendrait à faire perdre aux cellules tout rapport de contact avec la membrane vitelline, mais ce contact est maintenu par l'intermédiaire de la substance sécrétée et, au lieu d'une élevure creuse, il apparaît un cône à région axiale formée d'une matière homogène, comme le sont si fréquemment les ébauches choriales, dans laquelle se dessine bientôt la formation définitive : c'est l'état auquel correspond la FIG. **71**. Le changement d'orientation des cellules par rapport à l'œuf et l'apparition du diverticule unilatéral où se montre le bouton en forme de béquille sont des effets immédiatement attribuables à des modifications temporaires ou locales de la pullulation.

En somme, l'appendice fixateur peut s'interpréter comme le moule d'une élevure cellulaire plus ou moins tourmentée, qui n'est qu'un des incidents de l'activité proliferatrice de l'épithélium choriogène. Ce qu'il y a de plus admirable dans les phénomènes biologiques, et de plus caractéris-

[1] Une multiplication cellulaire généralisée dans tout l'épithélium choriogène à une époque bien antérieure, lorsque, peu de temps après la constitution de la chambre ovocytaire, la surface de l'ovocyte ne s'accroît que modérément, explique précisément le premier allongement des cellules : c'est un phénomène en apparence actif, en réalité passif, c'est un allongement par compression latérale.

tique, c'est toujours la réalisation d'effets complexes par la simple coordination de processus banaux. Dans l'espèce c'est la pullulation cellulaire, de soi susceptible d'aboutir à des agrégats de caractères très divers, qui survient exclusivement dans quelques éléments alors que tout le reste de l'épithélium choriogène est au repos, et est tellement réglée dans le temps et dans l'espace qu'elle aboutit à une formation spécifique.

Rappelons en terminant que dans cette formation l'adhésivité est localisée sur le bouton terminal, ainsi que la démonstration en a été faite dans le mémoire précédent (PANTEL, 10). Elle est due sans doute à une modification de la chorionine comme les formations adhésives ventrales, et peut aussi se compléter par une sécrétion tardive, d'autant plus facile à comprendre ici que les cellules se montrent plus prospères et plus grandes, au moment où l'œuf est sur le point de quitter l'ovariole.

D. Surfaces adhésives et appendices adhésifs chez les Hyménoptères.

Une région délimitée de l'enveloppe choriale ou une excroissance de cette enveloppe, l'une et l'autre rendues collantes dans le travail même du développement, tels sont les deux types auxquels se ramènent, chez les diptères ci-dessus étudiés, les dispositifs qui préparent la fixation de l'œuf dans une attitude prédéfinie. Tout porte à croire qu'il faudrait reporter sur des différenciations de la coquille beaucoup de phénomènes d'adhérence observés dans d'autres groupes d'Hexapodes, que l'on a simplement expliqués par une glu étrangère à l'œuf.

Dans cet ordre d'idées, le cas très remarquable des phasmes, observé et interprété par R. DE SINÉTY (01), montre déjà qu'il existe chez les orthoptères des surfaces adhésives par elles-mêmes. Ajoutons ici quelques renseignements sommaires sur deux nouveaux exemples, l'un de région choriale adhésive, l'autre d'appendice adhésif, empruntés aux hyménoptères [1].

[1] Naturellement, les seuls appendices qui puissent être rapprochés de celui de *Carcelia* sont ceux qui dépendent du chorion et servent à attacher l'œuf dans une attitude déterminée. On a signalé çà et là sous le nom de *pédoncule* de l'œuf des formations qui ne satisfont pas à cette double condition. Les classiques pédoncules des œufs de *Chrysopa*, par ex., sont des filaments étrangers à l'œuf, dont la matière ne peut être fournie que par les glandes annexes; examinés dans l'ovariole au moment même où ils vont être pondus, les œufs ne présentent ni appendice ni dispositif

1. *Surface adhésive dans l'œuf d'Abeille.* — Quand on étudie sur un ovaire d'abeille reine fixé en pleine période de ponte les coupes longitudinales des dernières chambres ovocytaires, on est frappé d'y voir à l'extrémité postérieure toute une calotte de cellules choriogènes encore hautes et relativement bien conservées, alors que partout ailleurs, la région micropylaire exceptée, l'épithélium est très plat et visiblement épuisé, FIG. **100**. Au-dessous des cellules hautes, le chorion paraît être sensiblement épaissi; cependant cette circonstance passerait aisément inaperçue, en raison de l'absence générale de structure et de la délicatesse de toute l'enveloppe, — elle a l'aspect d'une simple membrane vitelline, — et on resterait indécis sur la raison d'être des éléments spéciaux, sans les renseignements fournis par l'œuf pondu.

L'œuf d'abeille n'est pas déposé dans une attitude quelconque, il est collé en situation perpendiculaire au fond de l'alvéole, où son adhérence est assez marquée pour qu'il soit impossible de le faire tomber par une simple secousse et difficile de l'extraire sans l'endommager, à moins d'enlever en même temps un peu de cire. Il ne s'agit pas évidemment d'une adhérence par un point quelconque venu fortuitement en contact avec le substratum, mais d'une fixation prédéterminée, se faisant par une surface toujours la même, ce qui suffirait pour faire soupçonner un travail précoce de préparation remontant au développement même du chorion. Or, nous avons vu que la différenciation d'une région adhésive s'accompagne au moins quelquefois *(Nemorilla)* d'un allongement des cellules choriogènes; l'existence de cellules hautes, dans le cas actuel, est donc tout expliquée et devient l'indice d'une surface adhésive.

2. *Appendice suspenseur chez les* Eumenidæ. — On sait (observations de H. FABRE) que l'œuf des *Eumenidæ* est suspendu par un fil flexible au-dessus des victimes paralysées préparées par la guêpe pour l'alimentation de sa larve. Une remarque déjà ancienne de LEUCKART (55), d'après laquelle le chorion, chez les hyménoptères, se prolonge quelquefois en un pédoncule solide, et surtout la figure récemment publiée par ROUBAUD (10) de l'œuf de *Synagris calida*, remarquable par un prolongement postérieur

épithélial apte à le produire. Les pédoncules postérieurs des hyménoptères endoparasites sont en rapport avec l'inoculation de l'œuf, non avec sa fixation; ils ne représentent d'ailleurs qu'une partie de l'œuf lui-même et comprennent une enveloppe avec un contenu ovoplasmique. C'est sur des renseignements incomplets que BERLESE (09, p. 936) énumère ensemble, sans indiquer leur signification très différente, ces deux sortes de pédoncules.

court et robuste, amènent assez naturellement à penser que cet appendice pourrait bien être de même signification générale que celui de *Carcelia*. Il suffirait en effet, en partant de cette idée, de concevoir que la glu terminale soit assez abondante et assez molle, au moment de la ponte, pour s'étirer sous le poids de l'œuf après avoir été mise en contact avec le plafond de la chambre à vivres, et qu'elle soit en même temps susceptible de se durcir à l'air à la manière de la soie, pour avoir une explication plausible de l'état de choses observé. L'appareil de suspension à l'extrémité d'un fil et l'appareil de fixation sur une colonne rigide seraient ainsi des dispositifs d'adhérence construits sur un même type.

Une exploration rapide des chambres ovocytaires chez *Odynerus nidulator* Sss. (¹) montre que l'appendice postérieur s'y développe effectivement à la manière du pédoncule de *Carcelia*, et que les caractères particuliers de l'épithélium formateur font prévoir l'existence d'une glu terminale particulièrement abondante.

La FIG. 7*t*, très incomplète pour les détails de structure fine, mais pas du tout schématique, peut donner une idée de la région postérieure du cho-

FIG. 7*t*. Appendice suspenseur des *Eumenidæ*, en voie de développement *(Odynerus nidulator)*.

ch, chorion homogène; — *ech*, épithélium choriogène, formant en arrière une grande élevure arrondie, fortement étranglée; — *pp*, prolongement postérieur du chorion; — *rd*, région distale des cellules se transformant en glu soyeuse; — *rp*, leur région proximale.

rion et de son épithélium formateur, au moment où se constitue l'appendice solide. En dépit de ses apparences assez spéciales, elle se laisse

(¹) Détermination obligeante de M. ROBERT DU BUYSSON, du Muséum de Paris.

immédiatement rapprocher de la FIG. 71 relative à *Carcelia*. L'épithélium choriogène forme chez la mouche une simple élevure en cône émoussé, et chez la guêpe une grande boursouflure très étranglée à sa base, mais les rapports avec le chorion montrent clairement que le col de celle-ci correspond à la région basale de celle-là; la poche qui vient après est l'homologue du dôme terminal.

Les grandes dimensions de cette poche sont en relation avec la genèse de la glu terminale. Le mouvement de recul qui porte en dehors la région nucléée des cellules a été beaucoup plus marqué pour cette région de la boursouflure que pour le col, les éléments y ont pris la forme de pyramides très allongées dont les sommets partent de la troncature du prolongement *pp*, et qui divergent à partir de là vers les divers points de la surface extérieure; or, une différenciation très précoce partage chaque pyramide en une partie proximale nucléée, *rp*, qui conserve l'aspect d'une cellule épithéliale ordinaire, et une partie distale, *rd*, qui devient homogène et se transforme finalement en substance gluante. Lorsque l'œuf descendra de l'ovariole, les traînées filamenteuses divergentes de ce faisceau se fusionneront vraisemblablement en se ramassant sur l'extrémité cupuliforme du prolongement *pp*, où leur ensemble constituera une ample provision de matière adhésive et filante.

Dérivée des cellules choriogènes, comme celle des surfaces adhésives, cette matière est aussi une formation choriale différenciée, dont la genèse ne peut pas différer beaucoup de celle d'un chorion ordinaire. Cette genèse, d'autre part, comporte un processus morphologique qu'il serait difficile d'interpréter autrement que comme une transformation du cytoplasme. L'attention se trouve ainsi ramenée sur une ancienne manière de comprendre les enveloppes cuticulaires et choriales qui est tombée depuis longtemps dans une défaveur à peu près universelle, mais qui contient probablement une part de vérité, aussi bien que la théorie de la sécrétion qui l'a supplantée. Le développement d'une cuticule ou d'un chorion comporte assurément une élaboration intra-cellulaire de chitine ou de chorionine, seulement ces produits peuvent être employés de deux manières : 1° tantôt ils se localiseront dans une trame cytoplasmique, qu'ils finiront le plus souvent, il est vrai, par oblitérer, et ainsi s'engendreront des enveloppes où une structure se laissera déduire du processus formateur (glu d'*Odynerus*), ou deviendra manifeste grâce par ex. à un noircissement physiologique ménagé (tubercule stigmatifère de *Thrixion*, plaque ster-

nale de *Sturmia*, PANTEL, 98, p. 187, et 10, p. 149 et 166, note 1); 2° tantôt ils seront déversés à l'extérieur de la cellule sous forme de simples gouttes d'une substance semi-fluide, et alors s'étendront en une sorte de vernis homogène, comme c'est peut-être le cas dans certaines membranes vitellines, dans les formations chitineuses pathologiques (PANTEL, 10, p. 150), etc.

E. Le « Eistigma » des Pédiculides et des Mallophages en regard de la formation en gâteau d'abeilles de Gymnosoma.

Dans ses intéressantes recherches sur l'ovaire des Pédiculides et des Mallophages, GROSS (05) a repris, il y a quelques années, l'étude d'un accessoire chorial assez singulier, propre à ces insectes, sur lequel les auteurs ne se sont pas encore mis d'accord. Il s'agit d'une saillie obtuse, située un peu excentriquement à l'extrémité postérieure de la coquille, par laquelle l'œuf est collé, au moment de la ponte, sur un poil ou une plume de l'hôte; elle est molle et d'une tout autre structure que les parties environnantes. LEUCKART (55) en a donné une première description dans son grand travail sur le micropyle et la coquille des Insectes; KRAMER (69), MELNIKOW (69) et GRABER (72) sont revenus successivement sur son étude, mais GROSS est le premier qui en ait fait connaître l'histogenèse et la disposition structurale.

Chez *Hæmatopinus suis*, l'organe est le produit de cellules épithéliales hautes qui, après avoir chitinisé durant tout un temps par leurs faces latérales, se retirent en dehors en entraînant leurs noyaux et laissent en place leur produit d'élaboration. Celui-ci constitue une masse traversée de perforations, distincte du chorion environnant, soit par sa teinte, soit par sa structure, qui n'aurait son équivalent chez aucun autre insecte.

Sur la signification physiologique de cet organe, les anciens observateurs ont émis trois manières de voir dont aucune, au jugement de GROSS, ne serait ni démontrée, ni même simplement plausible.

LEUCKART, pour qui c'était une sorte de cloche à parois striées, garnie à l'intérieur d'un pinceau de filaments, fut tout d'abord tenté d'y voir un micropyle supplémentaire, mais il renonça plus tard à cette interprétation parce qu'il ne put se convaincre qu'il fut réellement perforé, et le considéra, non sans une assez grande hésitation, comme un appareil adhésif (Haftap-

parat); l'idée fut simplement acceptée par MELNIKOW, élève de l'illustre anatomiste. Dans un travail contemporain de celui de MELNIKOW, KRAMER reprit à son compte l'hypothèse d'un micropyle, faisant ressortir que l'extrémité postérieure de l'œuf est bien mieux appropriée à la pénétration des spermies que l'antérieure. GRABER, enfin, ayant cru s'assurer par une expérience directe assez inadéquate au but, il est vrai [1], que l'organe comporte une perforation complète du chorion, en fit néanmoins non pas un appareil micropylaire, comme aurait voulu LEUCKART en face de cette constatation, mais un appareil respiratoire, » eine Art Eistigma «.

GROSS objecte avec raison, contre cette opinion de GRABER, que l'on comprendrait mal un organe respiratoire noyé en plein dans la masse gluante par laquelle l'œuf adhère à son substratum, et il écarte celle de KRAMER soit parce que l'existence de micropyles postérieurs ne lui paraît pas en général tellement démontrée, soit parce que l'organe n'est pas réellement perforé chez *Nirmus* [2].

Le même auteur trouve tout aussi insuffisante l'interprétation de LEUCKART. On ne voit pas, fait-il observer, comment des canaux perforants faciliteraient l'adhérence, et les cas assez fréquents, bien qu'anormaux où l'œuf est collé par son bout antérieur, indiquent bien que l'organe en litige n'est pas nécessaire à la fixation. GRABER avait mis en avant la même raison et fait ressortir que la plupart des œufs sont fixés à l'aide d'une volumineuse enveloppe agglutinante qui les recouvre, si bien qu'un organe adhésif aussi réduit lui paraissait superflu.

C'est néanmoins cette ancienne idée d'un organe adhésif qui, à la lumière des faits décrits plus haut chez *Gymnosoma*, paraît la plus acceptable de beaucoup. Le manque de matériel ne permet pas d'entrer dans les détails d'une comparaison objective; mais les descriptions et les dessins de

[1] GRABER concluait à l'existence d'une perforation du fait qu'ayant mis l'œuf dans la potasse il en avait vu le contenu sortir à travers les filaments de l'Eistigma. On peut se demander si une compression n'était pas intervenue dans la manœuvre, car des œufs peuvent être traités par la potasse sans qu'on observe d'écoulement même par les orifices les mieux caractérisés, comme le micropyle; et dans l'hypothèse d'une compression on est à peine en droit d'exclure l'existence d'un diaphragme pelliculaire, tel que celui constaté par GROSS chez *Nirmus*, qui aurait été rompu. Seules les coupes auraient pu renseigner.

[2] Les objections de GROSS conservent toute leur force. On peut ajouter que la chambre d'imprégnation est en général tellement placée, dans l'utérus, et le débouché de l'appareil spermathécal tellement disposé que l'introduction des spermies est bien mieux assurée par la situation antérieure du micropyle que par la situation inverse.

Gross ne laissent guère de doute sur une étroite parenté de structure et de genèse entre l'organe litigieux des Pédiculides et la formation en gâteau d'abeilles trouvée chez les Tachinaires. Or, toute la raison d'être de celle-ci est bien manifestement de contribuer d'une façon plus ou moins directe à l'adhérence. A la difficulté faite par Gross on peut répondre que les perforations auront l'avantage, soit de permettre à l'organe de se mouler plus exactement sur les inégalités superficielles du substratum, soit d'emmagasiner une plus grande quantité de substance adhésive complémentaire, produite dans la dernière phase sécrétoire des cellules choriogènes. Rien de bien étonnant d'ailleurs à ce que, dans des cas exceptionnels peut-être relativement fréquents, la matière adhésive soit assez abondante pour diffluer et amener la fixation de l'œuf dans une attitude anormale.

Le » Eistigma « de Graber paraît donc n'avoir qu'un rôle mécanique : ce serait en réalité un pédoncule fixateur; seulement, au lieu de faire saillie au-dessus de la surface générale du chorion et d'avoir une structure homogène comme celui de *Carcelia*, il serait comme enclavé dans l'épaisseur de la coque et alvéolé, suivant le type réalisé en plus grand dans la couche adhésive de *Gymnosoma*.

Circonstance qu'il faut se borner à signaler, sans pouvoir présentement lui assigner une raison d'être, les appendices fixateurs, quelle que soit leur forme, semblent occuper une position excentrique, au voisinage du pôle postérieur de l'œuf : *Carcelia*, *Hypoderma*, Pédiculides, *Corixa*.... La surface adhésive d'*Apis*, qui n'est au fond qu'un pédoncule avorté, est aussi excentrique.

Chapitre III.

Appareil micropylaire chez les Muscides entomobies.

Ce sont les diptères et spécialement les Muscides qui, après avoir fourni à peu près simultanément à Meissner et à Leuckart les premières données précises sur le micropyle des animaux et son rôle dans la fécondation, interviennent de préférence dans la plupart des travaux parus depuis sur ces importantes questions de biologie générale, si bien qu'on peut les considérer comme le matériel en quelque sorte classique dans le sujet. Ils sont relativement bien connus. Pourtant, si les préparations empruntées

aux espèces ici étudiées ne font que confirmer dans beaucoup de cas des résultats déjà acquis, d'autres fois elles mettent l'observateur en présence de particularités qui cadreraient mal avec les schémas existants et qui réclament un complément de description et d'interprétation. Pour éviter le désordre, il y aura avantage à faire de tout l'appareil une étude méthodique, bien que sommaire.

En comprenant sous la désignation très générale d'appareil micropylaire l'ensemble des différenciations morphologiques et structurales en rapport avec l'introduction des spermies, il y a lieu de distinguer trois sortes de parties, savoir : l'*ectomicropyle* ou micropyle proprement dit, le *conducteur* et l'*entomicropyle*. L'ectomicropyle constitue la partie fondamentale de toute la formation; il dépend exclusivement du chorion et comprend la perforation ménagée à travers cette enveloppe ainsi que les accessoires structuraux annexes. Le conducteur est une formation spéciale, représentée par un quantum de substance molle, souvent mal définie dans sa forme, se projetant de l'ectomicropyle vers l'extérieur. L'entomicropyle appartient à la membrane vitelline et se compose de l'ensemble des différenciations que cette enveloppe peut présenter dans la région de la perforation ectomicropylaire.

De ces trois sortes de parties, les deux premières sont susceptibles d'une étude tout extérieure d'après les préparations *in toto*; nous lui emprunterons quelques données qui seront ensuite complétées d'après les coupes.

A. Étude extérieure de l'ectomicropyle.

Leuckart (55) a cru pouvoir affirmer que chez les diptères le micropyle constitue « in allen Fällen » un simple orifice situé au pôle antérieur de l'œuf. C'est vrai, à la réserve de quelques variations.

Typiquement régulier et simple, fig. **12** *(Ech. fera)*, le pertuis micropylaire peut être de contour irrégulier, fig. **11** *(Winth. 4-pustulata)*, géminé, fig. **10** *(Trich. major)*, ou même composé d'un assez grand nombre de pores, fig. **96** *(Carcelia)*.

Sa situation est à peu près polaire dans les œufs allongés, qui sont d'ordinaire tronqués en avant, fig. **12**; dans les œufs courts et aplatis destinés à être collés par la face ventrale, elle est polaire, fig. **6**, *m (Gymnosoma)*, franchement dorsale, fig. **10** *(Trich. major)*, ou ventrale, fig. **11**

(Winth. 4-pustulata): on trouve même qu'elle peut être ventrale ou dorsale chez la même espèce *(Winth. 4-pustulata, Gymnos. rotundatum)*.

Le pertuis est pratiqué dans une région du chorion ordinairement modifiée. Souvent il existe un épaississement local visible en coupe optique, dans le cas des œufs transparents, sous la forme d'un croissant à bord interne irrégulier, FIG. **20-24** *(Compsilura, Vibrissina)*, ou sous celle d'une saillie proéminant vers l'ovoplasme, FIG. **35** *(Gymnosoma)*. C'est là en tout cas un caractère très variable chez une même espèce.

La modification choriale comporte plus souvent encore des changements dans les reliefs superficiels. S'il s'agit d'une coquille forte, à détails sculpturaux bien marqués, il se dessine en général une rosette de champs polygonaux bien distincts du carrelage banal, FIG. **10**, demeurant visibles même quand le micropyle émigre sur la face ventrale, qui est d'ordinaire lisse, FIG. **11**; les champs de ces rosettes sont visiblement centrés autour du pertuis micropylaire, en même temps qu'ils se montrent plus petits et moins réguliers que ceux du carrelage banal, double circonstance déjà signalée par LEUCKART (55) chez *Musca (Calliphora) erythrocephala*, tenant à ce que les cellules formatrices s'étalent moins en surface et travaillent davantage en profondeur.

Si l'on a affaire à une coquille fine, à sculpture superficielle peu ou point accusée, la région périmicropylaire peut encore se détacher sur le fond général, grâce à une teinte plus sombre, à un état plus grenu, FIG. **22-24**, à de fines crêtes tendant à circonscrire des aréoles, FIG. **21**; mais on trouve aussi des types chez lesquels l'observation directe, même lorsqu'elle est effectuée dans un milieu propre à révéler les fins détails [1], ne montre autour du puits micropylaire qu'un rebord simple ou déchiqueté.

Toutes ces données s'accordent, sauf quelques divergences dans des détails très secondaires, avec les descriptions devenues classiques de MEISSNER, LEUCKART, KORSCHELT relatives aux Muscides communes. LOWNE (95) est probablement le seul auteur relativement récent qui présente les choses sous un tout autre aspect chez *Calliphora erythrocephala*. Le chorion n'est plus pour lui comme pour tout le monde une enveloppe élaborée par des cellules, mais une enveloppe formée de cellules, excessivement petites, il est vrai (3 μ); le micropyle est un orifice de grandeur va-

[1] Autant que possible les coquilles destinées à l'observation *in toto* ont été lavées à la potasse et montées dans un milieu aqueux, p. ex. dans l'eau formalinée.

riable, entouré d'une rosette de cellules épithéliales (¹) qui auraient pour fonction de le fermer et de l'ouvrir (en se contractant et en se relâchant). Idées très nouvelles, mais qui ne peuvent avoir été inspirées que par des préparations devenues trompeuses à force d'être déficientes. La couche de petites cellules columnaires dont parle LOWNE n'est que le chorion proprement dit, et sa couche externe, représentée durant le développement par les cellules choriogènes, n'existe plus sur le chorion achevé. Les détails donnés un peu plus loin sur le développement de tout l'appareil micropylaire justifieraient s'il en était besoin ces critiques sévères adressées à un ouvrage que ses vastes proportions et son allure générale feraient souhaiter de pouvoir considérer dans toutes les questions comme un guide sûr.

B. Étude extérieure du conducteur micropylaire.

Aussi longtemps que l'œuf est préservé de la dessiccation, le micropyle ne s'y présente pas en général comme une perforation vide ou remplie simplement de plasma interstitiel; il est obturé par une substance hyaline, d'apparence muqueuse, qui le déborde en dehors et tend en dedans à le mettre en communication avec l'ovoplasme. Il ne paraît pas douteux que cette production ne soit destinée à la fois à protéger l'œuf, en complétant son isolement par rapport au monde extérieur, et à faciliter l'introduction des spermies pour lesquelles tout indique qu'elle reste perméable. Cette seconde fonction plus importante peut servir à la désigner.

La partie externe du conducteur est d'aspect très variable, FIG. **14**, **15**, **18**, **20**, **22**, *cm*. Elle existe probablement toujours, sous une forme développée ou au contraire réduite, au moment où l'œuf abandonne l'ovariole, mais elle est sujette à disparaître, si bien que, parmi les œufs de même âge extraits d'une même région de l'utérus incubateur d'une mouche ovi-larvipare, quelques-uns en sont encore pourvus quand d'autres l'ont déjà perdue *(Vibrissina*, FIG. **22** et **23**, *Compsilura*, FIG. **20** et **21**). Il s'agit donc ou bien d'un corps chimiquement résistant, mais caduc, ou bien d'un corps susceptible de se résorber. On peut le trouver encore intact sur des œufs récemment pondus, dans le cas des espèces ovipares *(Meigenia)* et jusqu'au

(¹) La rosette *B*, fig. 97 de LOWNE, où l'on voit une rangée externe de grandes cellules nucléées, est-elle autre chose qu'une image composite obtenue en ajoutant à la rosette choriale proprement dite une couronne de cellules épithéliales ?

moment de l'éclosion chez les espèces ovi-larvipares *(Vibrissina)*. Il supporte bien les manipulations du montage des œufs *in toto* et résiste même à la potasse faible, FIG. **18**.

Le plus souvent l'appendice a les dehors d'un simple amas de mucosité. Quelquefois la substance molle y est soutenue par une délicate charpente squelettique dépendant des bords de l'orifice micropylaire qui, chez *Vibrissina*, p. ex., consiste en fines aiguilles divergentes rappelant les rayons de certains radiolaires. Ces aiguilles, difficiles à voir dans la masse gélatinoïde dont elles ont la réfringence, deviennent très nettes en l'absence de celle-ci, pourvu que l'œuf ait été préservé de tout contact capable d'en amener la chute, FIG. **23**, **24**, *ch* [1].

Au-dessous de la partie appendiculaire et lui faisant suite, existe ce qu'on peut regarder comme un segment interne du conducteur micropylaire, un prolongement qui établit réellement ou équivalemment une continuité avec l'ovoplasme, continuité susceptible de se révéler dans des images comme celles que reproduisent les FIG. **14** et **25**.

La FIG. **14** montre en coupe optique horizontale la région antérieure d'un œuf de *Gonia atra*, arrêté dans la trompe au moment de la descente. Le chorion y apparaît comme une large bordure claire où l'on ne distingue aucun détail, le corps de l'œuf comme une masse trouble, grossièrement granuleuse. Le conducteur, que l'on a cherché à mettre bien au point, se poursuit avec la plus complète netteté jusque dans l'ovoplasme, sans qu'on rencontre un détail de structure établissant une limite entre les deux; l'état granuleux succède graduellement à l'état hyalin.

La FIG. **25** est relative à un œuf de *Paraplagia trepida* observé vivant dans la liqueur physiologique où il s'est plasmolysé, ainsi qu'il arrive assez fréquemment pour les œufs à coque fine. Lorsque cet accident survient, on peut n'observer, à l'intérieur de l'enveloppe, qu'un retrait général de tout le contenu, mais il se peut aussi, pourvu que la membrane vitelline adhère assez fortement aux bords du pertuis micropylaire, qu'une partie de l'ovoplasme s'étire en traînée axiale, *cmi*, comme c'est ici le cas. L'existence d'une telle traînée semble supposer que l'ovoplasme lui-même est comme

[1] LEUCKART (55) a signalé chez quelques diptères, notamment chez *Musca (Calliphora) erythrocephala*, une garniture micropylaire ou « Mundstück » caliciforme, paraissant constituée de petites pointes. On ne voit pas bien si les expressions dont il se sert s'appliquent à des appendices très longs, rares et divergents comme ceux de *Vibrissina*, ou courts, droits et nombreux comme les denticules de *Xysta*, FIG. **16**.

suspendu au niveau même du pertuis où la membrane vitelline est souvent perforée, et s'expliquerait le mieux par une continuité ou une contiguïté très exacte comme celle que montre avec plus de netteté la FIG. **14** (¹).

La plupart des observateurs qui se sont occupés de l'œuf des insectes et du micropyle ont mentionné des états plus ou moins caractérisés du conducteur externe. MEISSNER (54), LEUCKART (55), pour ne rappeler que les premiers en date, l'ont signalé chez les Muscides comme un épaississement local de la couche gélatineuse qui entoure l'œuf tout entier; dans la figure classique de KORSCHELT et HEIDER (90, fig. 471), à laquelle on s'est référé au chapitre I pour la définition de la membrane vitelline, il est représenté à titre de « Gallertaufsatz über der Micropyle ». Au sujet de cet amas, LEYDIG (67) s'était demandé s'il ne représenterait pas une gouttelette de vitellus expulsée par le micropyle et en tout cas, ayant remarqué chez *Musca* qu'il peut être présent ou faire défaut, il concluait qu'il s'agit d'un détail inconstant. Le mode de formation, qui sera étudié un peu plus loin, tend plutôt à faire croire à un organe spécifique et donc se formant toujours, dans certaines espèces, mais pouvant être plus ou moins développé dans sa partie appendiculaire ou externe et peut-être caduc.

Au sujet de la charpente de soutien il convient de rappeler, en plus de la donnée quelque peu douteuse de LEUCKART dont il est dit un mot plus haut, qu'on trouve çà et là des descriptions d'appareil micropylaire où elle est peut-être supposée. GROSS (03) a signalé chez *Gomphus forcipatus* un appareil en forme de cheminée avec revêtement muqueux qui pourrait être considéré comme un conducteur à squelette de soutien particulièrement robuste. DE MEIJERE (04) a décrit chez des *Conopidæ* des appendices remarquablement développés, se terminant souvent par une sorte de bouton lobé ou par un panache de filaments, qu'il considère en bloc comme le micropyle. Peut-être s'agit-il de conducteurs dont le pied, de forme bien

(¹) Dans certains cas de plasmolyse la membrane vitelline descend simplement des bords du micropyle sous la forme d'un sac tubuleux apparemment vide, FIG. **13**, *cmi*, soit que le contenu échappe par sa finesse, l'observation *in toto* ne se prêtant pas à une extrême précision, soit que l'ovoplasme se soit réellement dépris de son adhérence micropylaire.

Il n'est pas hors de propos de remarquer en passant que cette image plasmolytique, FIG. **13**, ressemble à celles qui ont été publiées par STUHLMANN (86, fig. 155, 157) de l'œuf d'un Ichneumonide *(Lampronota ?)* examiné à frais dans l'eau salée. Il s'agit bien manifestement d'un œuf plasmolysé. L'auteur le considère comme normal et se trouve amené à expliquer par un affaissement dû aux réactifs le fait que, dans les coupes, le chorion se trouve ramené au contact du corps de l'œuf (op. cit., p. 72).

arrêtée, serait soutenu par une charpente choriale dépendant des bords ectomicropylaires, et dont l'extrémité s'étalerait en un panache plus ou moins accidenté; quelques-unes des figures, telles les fig. 68, 70, tendraient à faire attribuer aux détails des panaches des formes plus consistantes et mieux définies que celles rencontrées jusqu'ici chez les Muscides, mais une étude objective faite comparativement sur les deux familles pourrait seule renseigner sur la signification de ces détails.

C. Données sur l'ensemble de l'appareil micropylaire d'après son développement.

a. Cellules micropylaires, définition et provenance.

L'appareil micropylaire pris au complet ne saurait être attribué ni aux seules cellules maternelles, ni au seul ovocyte. Dépendant à la fois du chorion et de la membrane vitelline, il a une origine mixte.

Que si l'on veut définir spécialement quelles sont, parmi les cellules maternelles pouvant intervenir dans sa formation, celles qui y prennent la part principale, on voit aisément, étant donné qu'il s'agit d'espèces où l'enveloppe choriogène de l'ovocyte demeure longtemps ouverte en avant, précisément dans la région du futur micropyle, que l'on se trouve amené à rechercher comment se complète cette enveloppe, ou comment se constitue la cloison épithéliale séparant l'ovocyte des cellules nourricières : les éléments centraux de cette cloison seront les cellules micropylaires.

Korschelt (87 *a*) s'est posé la question à propos de *Musca vomitoria (Calliph. erythrocephala)* et a cru pouvoir admettre que l'épithélium polaire y dérive simplement de l'épithélium latéral, dans ce sens que les éléments de celui-ci s'insinueraient successivement entre l'ovocyte et les nourricières et finiraient par se rejoindre avec ceux du côté opposé.

Plus récemment, le problème a été repris par Gross (03) au sujet des Syrphides et résolu tout autrement : ce n'est pas de l'épithélium latéral que dérive la cloison dont il s'agit, mais d'un groupe de cellules qui siégeaient auparavant dans la région antérieure de la chambre nourricière et qui ont émigré de là pour venir, en se frayant un passage entre les cellules nourricières, prendre place contre le pôle antérieur de l'ovocyte.

Toutes les données recueillies à l'occasion du présent travail non seu-

lement sur les Muscides à larves entomobies, mais aussi sur les Muscides communes à larves créophages et notamment sur *Calliphora erythrocephala* (*Musca vomit.* de KORSCHELT), montrent que les choses s'y passent comme dans la famille voisine étudiée par GROSS. On peut considérer comme acquis les points suivants :

1° La plaque épithéliale qui se constitue en avant pour compléter l'enveloppe de l'ovocyte ne commence pas par les bords, aux dépens de l'épithélium latéral, mais par le milieu. L'épithélium latéral conserve encore ses caractères et continue de s'arrêter au niveau des nourricières, quand déjà les cellules micropylaires forment un îlot médian entièrement isolé, au-dessous duquel se dessine le premier rudiment de la membrane vitelline (v. p. ex. FIG. **81** (¹)).

2° Les cellules groupées en îlot choriogène au pôle antérieur de l'œuf n'ont pas toujours occupé cette place, comme le montrent les états précédents; elles n'y sont pas venues de l'épithélium latéral, mais de la chambre nourricière : leurs caractères, au moment où elles viennent de s'appliquer contre l'ovocyte, diffèrent sensiblement de ceux des cellules latérales et rappellent de près ceux des épithéliales erratiques visibles çà et là dans la chambre nourricière.

3° Dans beaucoup de cas on peut se rendre compte qu'à un stade jeune cet îlot préexistait, plus ou moins individualisé, à la partie antérieure de la chambre nourricière, FIG. **74**, *fm*, et qu'il apparaît plus tard au milieu des nourricières, FIG. **75**, *fm*, avant de se montrer contre l'ovocyte, FIG. **76**. Parfois néanmoins on chercherait en vain un caractère saisissable qui signale, parmi les rares cellules épithéliales de la chambre nourricière, un groupe ou des éléments isolés privilégiés, et l'on peut se demander si les micropylaires définitives ont bien toujours commencé par occuper dans la chambre nourricière une place strictement déterminée.

Le nombre des cellules constituant l'îlot micropylaire chez les Syrphides est évalué par GROSS à une dizaine. C'est approximativement ce

(¹) Cette figure demande à être rapprochée de la fig. 10 de HENKING (88) relative à *Musca vomitoria* où l'auteur a dessiné quatre cellules médianes isolées, qu'il a très justement appelées cellules formatrices de l'appareil micropylaire. HENKING a donc reconnu que la plaque épithéliale commence par le milieu, seulement il ne semble pas s'être occupé de rechercher la provenance des cellules en îlot qui en représentent le début. Il faut ajouter qu'à l'exemple de KORSCHELT il a rapporté au chorion la couche de substance homogène qui apparaît bientôt au-dessous de cet îlot et qui appartient à la membrane vitelline.

même nombre que l'on peut admettre pour les Muscides, où la coupe médiane en montre en général 2-6.

Cet ilot demeure quelque temps isolé, mais l'espace libre qui règne autour de lui est bientôt envahi par des cellules appartenant à l'épithélium latéral, l'enveloppe choriogène devenant ainsi continue et complète autour de l'ovocyte. Au stade de la FIG. **81**, quand les grandes nourricières sont encore représentées par des restes plus ou moins importants, on voit déjà les dernières cellules latérales s'allonger obliquement vers la région micropylaire; à celui de la FIG. **77**, lorsque la résorption des nourricières est complète, les cellules obliques, *f*, sont venues se juxtaposer aux micropylaires, *fm*, sans doute par suite d'une poussée latérale que l'on peut s'expliquer par l'intercalation d'éléments néoformés. En dehors de l'enveloppe épithéliale il reste encore un certain nombre de noyaux, *e*, irrégulièrement disséminés dans une zone de cytoplasme indivise et vacuoleuse, où se trouvent aussi généralement des restes divers de cellules en voie de résorption; c'est le surplus des cellules épithéliales de la chambre nourricière.

b. Modifications des micropylaires suivant de près leur installation contre l'ovocyte.

Une des premières modifications concerne leurs caractères généraux. Tant qu'ils siègent à la périphérie de la chambre nourricière, ces éléments sont malingres, leur soma est très réduit, clair, rarement limité par une membrane propre; leur forme est manifestement quelconque et se présente comme l'effet d'un modelage passif, sous la pression des nourricières. Dès qu'ils sont installés contre l'ovocyte ils ne tardent pas à changer d'aspect. Leur cytoplasme devient plus abondant et plus riche, comme s'ils venaient d'entrer dans une période de nutrition active; leur forme s'allonge et les limites cellulaires s'accusent, FIG. **79**.

Le rapprochement de cette figure et de la suivante permet de remarquer une modification survenant dans la situation du noyau. Durant la migration de la cellule vers l'ovocyte, il est situé *en avant*, dans la généralité des cas observés; c'est la position qu'il doit occuper d'après la loi bien connue, s'il y a là une région de plus grande activité trophique et dynamique. Bientôt après la mise en place, quand la membrane vitelline commence à se former, on trouve qu'il s'est retiré *en arrière* (morphologiquement vers

la région basale), FIG. **80**, laissant la place libre aux changements dont le cytoplasme va être le siège du côté de l'ovocyte.

Il y aurait à rechercher si ces déplacements nucléaires doivent être considérés comme des mouvements actifs, ou s'il s'agit d'un simple entraînement. Une donnée non négligeable dans la question c'est que, au moment où ils viennent en quelque sorte prendre contact avec l'ovocyte, les noyaux micropylaires se montrent particulièrement sensibles aux réactifs; on peut s'en rendre compte sur la FIG. **79** empruntée à une préparation d'ailleurs excellente au point de vue de la technique, où aucune autre espèce de noyau ne montre de rétraction. Cette vulnérabilité est temporaire; on ne l'observe pas, dans la même préparation, sur les noyaux déjà parvenus au terme de leur mouvement de recul, FIG. **80**. Faut-il y voir un indice d'une sorte de crise physiologique due à la suractivité à la fois trophique et dynamique à laquelle le noyau serait astreint du fait de la croissance cellulaire, d'une part, et du fait de ses propres déplacements, d'autre part? On connaît d'autres cas d'une tendance du corps chromatique à la contraction, paraissant tenir à un état temporaire de la cellule. Sans parler des cellules sexuelles, où cette tendance s'exprime par des images synaptiques devenues classiques, on peut rappeler que DEEGENER (09) admet pour les cellules intestinales (chenilles) deux manières d'être du noyau liées à son état physiologique : ou bien le corps chromatique y est distribué uniformément dans toute la cavité, ou bien il y est ramassé et séparé de la membrane par une auréole claire.

Tandis que les noyaux reculent, les corps cellulaires tendent à s'allonger, et leur région apicale, après avoir offert quelque temps un aspect riche et une structure fibrillo-réticulaire nettement marquée dans le sens longitudinal, FIG. **81**, **80**, *fm*, devient plus claire.

c. Entomicropyle.

Dès que les cellules micropylaires ont pris place contre l'ovocyte, on ne tarde pas à voir apparaître, suivant la surface commune de contact, une pellicule homogène augmentant progressivement d'épaisseur : c'est un lambeau de membrane vitelline au-dessus duquel se trouvera le futur ectomicropyle et qui doit par suite être tenu pour le premier rudiment de l'entomicropyle.

Au stade de la FIG. 81 *(Compsilura)* ce rudiment est encore mince; il est rendu sur le dessin par un simple trait mené au-dessus d'une condensation ovoplasmique, *esm*, qui n'est pas en continuité avec lui et avec lequel il ne doit pas être confondu. Sa localisation rigoureuse sur la surface de contact entre les cellules micropylaires et l'ovocyte pourrait, à première vue, faire croire qu'il s'agit d'une sécrétion de la première espèce de cellules. La déduction, il convient de rappeler ici cette remarque déjà faite à propos de la membrane vitelline en général, ne serait pas rigoureuse. Tout ce que montrent les images, c'est que le contact réciproque des deux sortes d'éléments est nécessaire à la formation du rudiment : s'il est très vrai que l'ovocyte est demeuré nu dans cette région tant qu'il n'a pas été abordé par des cellules épithéliales, il ne l'est pas moins que celles-ci sont demeurées nues aussi longtemps qu'elles ne se sont pas mises en rapport avec lui. En réalité, cette date d'apparition du rudiment, ajournée jusqu'à la mise en place d'un groupe de cellules venues d'ailleurs, s'ajoute aux considérations exposées à propos de la membrane vitelline en général pour faire attribuer à l'entomicropyle une origine tout au moins bilatérale.

Le rudiment entomicropylaire demeure isolé du reste de la membrane vitelline aussi longtemps que les cellules obliques de l'épithélium latéral ne se sont pas étendues jusqu'à lui. Au début, il peut en être séparé par une interruption assez considérable qui correspond, dans le cas dessiné, à une région claire par où les produits cytolytiques provenant de la dégénérescence des cellules nourricières s'écoulent dans l'ovoplasme, et où se montrent, dans deux positions fortuitement symétriques, les *corps intermédiaires* correspondant aux dernières cinèses de ces cellules [1]. Au moment où la continuité vient de s'établir, la membrane vitelline peut demeurer quelque temps plus mince, dans la région de soudure, ce qui donne lieu à l'apparition, dans les coupes longitudinales de l'œuf, de deux plis symétriques, visibles de part et d'autre de la région *rm* dans la FIG. 80. Bientôt tout souvenir de discontinuité s'efface et la membrane vitelline prend rapidement, dans toute la région antérieure de l'ovocyte, une épaisseur beaucoup plus grande que sur le pourtour latéral, ayant son maximum au-dessous des micropylaires, FIG. 82, 83.... Pour le remarquer en passant, il serait difficile d'arrêter son attention sur cet épaississement considérable

[1] Cette persistance du corps intermédiaire à travers toutes les phases progressives et régressives de l'élément différencié qu'est la cellule nourricière est assurément remarquable. Les circonstances qui s'y rattachent seront examinées de plus près dans un travail ultérieur.

autant que rapide, survenant dans une région où les cellules épithéliales sont peu abondantes, déformées, irrégulièrement distribuées, sans avoir l'impression que l'ovocyte doit avoir tout au moins un rôle important dans sa production.

La partie centrale de cette ébauche, ou l'entomicropyle proprement dit, se distingue des parties voisines par quelques caractères spéciaux, tels qu'un épaississement proéminant vers l'intérieur ou une autre modification locale.

La FIG. **77**, relative à *Blepharidea vulgaris*, montre en *rm* une des formes de la proéminence interne. Du côté de l'ovocyte, elle se décompose en gros filaments perpendiculaires assez remarquables à première vue, mais c'est là une circonstance essentiellement variable et inconstante, comme dans le cas de la membrane vitelline générale de *Calliphora;* l'importance même et l'allure générale du renflement n'ont rien de fixe : la FIG. **78**, empruntée à la même espèce, ne montre qu'une masse homogène, à contour interne à peine convexe, hérissé de petites saillies, comme en général la face interne des membranes vitellines.

FIG. **8***t*. Premier rudiment de l'entomicropyle chez *Carcelia cheloniæ*.

fm, cellules micropylaires; — *mv*, membrane vitelline jeune; — mv_1, mv_2, ses deux couches interne et externe séparées par clivage rétractionnel; — *n*, noyaux des cellules épithéliales latérales; — *nt*, noyaux des grandes cellules nourricières; — *p*, pore réservé dans le rudiment entomicropylaire.

La proéminence peut se présenter sous la forme d'un appendice pédiculisé, plongeant dans l'ovoplasme; c'est le cas chez *Carcelia*, FIG. **91-95**, *mi*. On y voit au centre un nodule qui se colore plus intensément que la périphérie (HEIDENHAIN), soit à cause de sa densité plus grande, soit simplement parce que, par suite de l'épaisseur même, la régression chromatique y demeure incomplète. Circonstance assez surprenante, l'appendice est en parfaite continuité avec la membrane vitelline, mais celle-ci est déjà constituée sous sa forme commune, avec seulement une légère solution de continuité médiane, FIG. **8***t*, *p*, qu'on n'en

voit encore aucune indication. L'origine mixte de la boule plongeante est un peu plus malaisée à concevoir que si elle se constituait pendant que le contact est largement établi entre l'ovoplasme et le cytoplasme épithélial; en tout cas, la participation de l'ovocyte ne souffre aucune difficulté et on peut admettre encore que les micropylaires envoient à travers le pertuis médian leur part de matériel.

Dans un très grand nombre d'espèces le rudiment entomicropylaire ne montre pas de proéminence interne, du moins de proéminence de forme définie et constante. Souvent on trouve dans les coupes qu'il est au contraire creusé en forme de cuvette, la dépression tendant d'ailleurs à s'accentuer dans la rétraction de l'ovoplasme, FIG. **83**, **84**, **87**, **89**.

Une question particulièrement importante, étant donné le rôle de l'appareil micropylaire, ce serait de savoir si le micropyle interne est perforé. Voici quelques données assez incomplètes recueillies à ce sujet.

L'existence d'un pore médian est manifeste dans quelques préparations. Le détail marqué *p* sur la FIG. **84** *(Compsilura)* s'interprète le mieux comme un tunnel allant de part en part, dont on peut voir successivement, en manœuvrant la vis micrométrique, les deux extrémités et les points intermédiaires, sans qu'il soit jamais tout entier au point, par suite de son parcours et de son calibre irréguliers. Cette interprétation acceptée, la petite interruption médiane visible au-dessous des cellules micropylaires dans la membrane vitelline, FIG. **80**, devient un pore micropylaire bien ouvert, et la sinuosité que l'on remarque à la place correspondante dans la FIG. **81** peut être tenue pour un pore indistinct. Mais il s'en faut beaucoup que toutes les séries de coupes montrent une perforation, même quand on est en droit de la supposer existante. Les FIG. **82**, **83**, p. ex., empruntées comme les précédentes à *Compsilura* et paraissant d'ailleurs médianes, n'en laissent reconnaître aucun indice. La non-visibilité du pore pourrait tenir à ce qu'il est aveuglé par le conducteur, de même réfringence et de même colorabilité que la membrane vitelline, et ne tend à devenir distinct que dans des conditions données, soit lorsque la substance de remplissage est accidentellement moins dense, ou celle des parois plus dense et plus chromophile. L'idée trouverait un appui objectif dans des images comme celle que reproduit la FIG. **86** *(Micropalpus pudicus)*, où il semble que l'on ait affaire à une perforation large, irrégulière, remplie d'une matière assez dense, mais demeurant visible par suite d'une plus grande colorabilité des parois. La FIG. **85**, empruntée à la même espèce, paraît à première vue,

indiquer une tout autre disposition, pourtant il n'est pas impossible d'y retrouver le même type. La membrane vitelline a subi un fort clivage rétractionnel, au sens indiqué dans le chapitre I, mais il existe sous les micropylaires une région très limitée où il y a eu étirement vertical sans clivage; cette exception s'explique tout de suite si l'on admet que la partie non clivée représente la substance particulière qui, dans le cas de la FIG. **86**, remplit la perforation; en d'autres mots, le pore entomicropylaire ne serait pas directement visible ici, cependant on en verrait le contenu.

Au lieu d'une perforation de part en part, il peut n'exister qu'un tunnel incomplet. Tel paraît être le cas chez *Carcelia cheloniæ*, où le pédoncule de l'appendice plongeant est creusé d'une petite cavité en entonnoir très visiblement ouverte en dehors, mais s'évanouissant en dedans avant d'atteindre le nodule colorable, FIG. **93**, **94**.

Il existe enfin des espèces, comme *Fausta radicum*, où les coupes n'ont montré aucun indice d'un canal, FIG. **87**, **88**, **90**. Si bien que, tout en faisant les réserves rendues nécessaires par la possibilité d'une oblitération accidentelle et par la faible valeur d'un résultat d'observation négatif, quand il s'agit d'un détail de cette nature, il semble difficile de ne pas admettre en thèse générale que l'entomicropyle peut être perforé ou imperforé.

Les rapports contractés par l'entomicropyle avec le chorion et le conducteur micropylaire seront indiqués dans la description de ces parties. Ceux qui l'unissent au corps de l'œuf sont ceux-là mêmes qui ont été signalés à propos de la membrane vitelline. Il existe, règle générale, une véritable continuité établie par de petites travées unissantes, plus ou moins visibles suivant les cas et plus ou moins régulièrement distribuées; il n'est pas très rare qu'elles se succèdent avec assez de régularité pour donner lieu à une apparence de couche ouvragée sous-jacente à la membrane vitelline, FIG. **87**, **88** *(Fausta radicum)*; elles peuvent aussi être très espacées et laisser libres des parties considérables de la surface ovoplasmique, apparence discutée déjà à propos de la membrane vitelline chez *Compsilura*, dont la FIG. **80** fournit un nouvel exemple.

Le développement de l'entomicropyle comporte, comme celui de la membrane vitelline en général, deux périodes distinctes : une période de jeunesse et de premier modelage allant de sa première apparition à l'organisation de l'ectomicropyle, et une période de maturation s'étendant de cette dernière époque jusqu'au moment où l'œuf abandonne l'ovariole. Les données exposées ci-dessus sont relatives à la période de jeunesse. Celles qui

se rapportent à l'état définitif sont difficiles à réunir, le chorion devenant très vite imperméable aux réactifs dès qu'il acquiert une certaine épaisseur, et ne permettant que rarement la confection de bonnes coupes. On peut dire en tout cas que le modelage définitif dépend surtout de la condensation de substance déjà signalée à propos de la membrane vitelline en général, mais peut comporter aussi d'autres causes modificatrices. Les faits observés chez *Carcelia*, où l'entomicropyle atteint un degré assez élevé de complexité, pourront servir d'exemple concret.

Le développement global comprend dans cette espèce une série d'étapes auxquelles correspondent les FIG. **8**$_t$, **91**, **94**, **92**, les trois premières pour la période de jeunesse, la dernière pour la période de maturation. Or, cette FIG. **92**, où ne sont reproduits qu'un lambeau de membrane vitelline portant l'entomicropyle, *mi*, et la région antérieure du corps ovocytaire, *o*, frappe dès le premier coup d'œil par l'aspect tout nouveau de l'appendice plongeant : il est non seulement rapetissé, mais encore transformé en une saillie tronconique qui s'est uniformément colorée et dans laquelle on n'aperçoit aucun détail interne. La disparition complète de la cavité en entonnoir serait une modification assez importante, mais peut-être ne faut-il pas l'accepter sans de nouvelles preuves, sa non-visibilité dans les œufs étudiés pouvant bien tenir à la coloration de l'appendice. Quant à la modification de la forme, l'impression qu'elle laisse, c'est qu'avec une condensation de la substance constituante elle comporte une résorption partielle au profit de l'ovocyte. La zone périphérique de celui-ci, facile à reconnaître en raison des grossières granulations dont elle est chargée, se moule sur l'appendice en reproduisant son contour globuleux primitif, et reste séparée de sa surface actuelle par un espace rempli d'une substance claire, qui pourrait correspondre aux produits de résolution. Il se passerait là un dernier travail pouvant aller jusqu'à la résorption totale ou équivalemment telle (la figure est empruntée à un œuf prêt à descendre, mais non encore descendu) de l'appendice, qui aurait pour résultat d'affaiblir la barrière opposée à l'entrée des spermies et de faire naître un produit spécial auquel rien n'empêche d'attribuer hypothétiquement un tactisme capable de les attirer.

d. Conducteur micropylaire.

Il pourrait paraître surprenant, voire même irrationnel, d'étudier ici une partie qui, dans l'appareil micropylaire définitif, fait plutôt l'impression

d'un accessoire tardivement apposé au micropyle proprement dit. Mais en fait, chez les Muscides entomobies, le développement du conducteur est contemporain de celui du micropyle interne et tous deux précèdent l'apparition de l'ectomicropyle. C'est même ce développement précoce, par des processus qui ne diffèrent pas essentiellement des processus choriogènes, qui oblige à énumérer le conducteur parmi les constitutifs de l'appareil micropylaire.

Le plus ordinairement, le conducteur micropylaire fait son apparition sous la forme d'une masse homogène, visqueuse, peu colorable, en continuité d'une part avec le cytoplasme des cellules micropylaires ou des cellules épithéliales ordinaires qui les avoisinent, et d'autre part avec l'entomicropyle.

La continuité avec les cellules choriogènes est quelquefois telle qu'on ne remarque aucune ligne de démarcation permettant d'individualiser le conducteur, soit que les corps cytoplasmiques se montrent alors fusionnés en un tout indivis dont la structure se dégrade successivement, FIG. **85**, **88**, soit qu'ils se dissocient en traînées irrégulières, FIG. **86**. D'autres fois la masse du conducteur est délimitée du côté des cellules par un contour propre hérissé de saillies qui sont ou ont été en continuité avec les prolongements cytoplasmiques, FIG. **82**, **83**.

La continuité avec le micropyle, ou du moins une contiguïté accompagnée d'adhérence, apparaît déjà dans les coupes qui n'ont pas subi de rétraction, FIG. **82**, **83**. Dans quelques cas où toute la région antérieure de la membrane vitelline se déprime sur l'ovocyte, en faisant naître entre elle et l'épithélium un vide de rétraction, le conducteur peut se montrer étiré en une forte colonne verticale ou en un simple filament grêle, suivant ses dimensions, FIG. **84**, **88**. Cette dernière figure donne lieu à cette remarque, au sujet de l'entomicropyle, que sa substance constitutive est assez molle et assez flexible, malgré son épaisseur, pour s'élever en cône sous l'effort de traction exercé par le conducteur. La FIG. **87**, où le conducteur se montre détaché de l'entomicropyle, mais terminé en cône, semble correspondre à un cas de rétraction où l'étirement serait allé jusqu'à la rupture. Inutile d'ajouter que l'adhérence à l'entomicropyle est rendue plus grande par la pénétration de la substance du conducteur dans le tunnel perforant, quand il existe, ou dans l'excavation incomplète qui peut en tenir lieu.

L'état homogène qui caractérise la formation définitive ne s'établit que par degrés, surtout dans la zone de continuité avec le cytoplasme épithélial.

Souvent, dans certaines espèces et à des stades encore jeunes, il serait difficile de dire si on a devant soi des corps cytoplasmiques fusionnés, à structure surtout marquée dans le sens de la hauteur, ou à un conducteur caractérisé, FIG. **85**, **88**. De toutes façons il est relativement fréquent d'observer dans la formation une structure rayonnante simple, FIG. **88**, ou compliquée de zones irrégulières alternativement plus claires et plus obscures, FIG. **84**, **87** [1], **89**, **90**.

Un certain nombre d'images soulèvent des questions auxquelles il est impossible de faire présentement une réponse catégorique.

Faut-il voir dans le conducteur une masse non seulement homogène dans sa substance constitutive, mais encore pleine et ne devenant perméable aux spermies que grâce à un travail mécanique et chimique de forage, ou bien une formation parcourue par des voies libres? La première hypothèse est de beaucoup celle qui s'accorde le mieux avec la plupart des aspects observés. On en rencontre néanmoins qui tendraient à appuyer la seconde, celui p. ex. qu'on a cherché à rendre dans la FIG. **89**, où se voit un peu vaguement un canal arqué, coupé en long dans la partie distale (définie par rapport aux cellules) du conducteur, et en travers dans sa partie proximale. On trouve même des apparences de canaux multiples, mais jamais ces images ne se sont présentées avec une évidence capable d'exclure tout doute sur leur signification.

Un autre point qu'il faut laisser quelque peu indécis, c'est la question de savoir si le conducteur micropylaire existe chez toutes les espèces ou seulement chez quelques-unes. Il est manifeste qu'il se développe principalement aux dépens des cellules micropylaires, dont l'existence est générale chez les Muscides et qui doivent bien se comporter partout d'une façon comparable; dès lors il serait surprenant qu'il n'existât point partout. Mais il peut demeurer très réduit et ne pas se projeter ou ne se projeter qu'à peine en dehors des enveloppes. Ainsi s'expliquent probablement les FIG. **91**, **94** relatives à *Carcelia*, où l'on ne reconnaît pas de conducteur jeune, et la FIG. **97**, où l'on n'en voit pas non plus de définitif. Cette dernière figure reproduit seulement le profil de la partie antérieure de l'œuf tout à fait mûr; la saillie polaire qu'on y remarque pourrait, à première vue, être prise pour un conducteur, mais le rapprochement avec la coupe médiane, FIG. **96**, montre qu'il s'agit d'une saillie ectomicropylaire.

---

[1] Les traits rayonnants ont été légèrement forcés par le graveur, dans cette figure.

e. Ectomicropyle.

1. *Type de* Compsilura concinnata. — L'œuf de cette espèce fournit un exemple du développement de l'ectomicropyle dans le cas où le chorion demeure définitivement à l'état de fine membrane peu ou pas structurée.

Dès que cette enveloppe peut être identifiée, dans la région antérieure de l'œuf, sous la forme d'une pellicule homogène très colorable, le rudiment de l'ectomicropyle s'y montre comme une simple solution de continuité, réservée au-dessus de l'entomicropyle et livrant passage au conducteur. Une rétraction artificielle assez prononcée, tendant à entraîner en arrière la région antérieure de l'œuf avec ses enveloppes, ne fait ici que favoriser l'observation en déterminant un allongement du conducteur qui s'effectue aux dépens de son épaisseur et par suite laisse libre le bord de l'orifice ectomicropylaire, FIG. **84**, *c*. On voit aisément, en tenant compte des faits déjà exposés, qu'il faut considérer cet orifice comme une place où il ne se forme pas de chorion ordinaire, parce qu'au moment où les cellules choriogènes entrent en activité elle est occupée par un corps de formation plus précoce. Dans l'espèce dont il s'agit, il est notablement plus large que le pertuis *p* de l'entomicropyle.

Cette FIG. **84** correspond à un stade assez avancé; l'état de choses qu'elle met sous les yeux est à peu près celui qu'on pourrait déduire de la silhouette de l'œuf mûr examiné *in toto*, FIG. **20**. Le chorion n'a guère qu'à compléter son épaisseur, autour de l'orifice, et à prendre les très petits reliefs superficiels signalés dans la description extérieure. Il n'a pas été observé de pointes aciculaires comparables à celles qui, chez *Vibrissina*, servent de squelette de soutien au conducteur; s'il en existe, il faudrait les considérer comme des détails de formation plus tardive.

Au lieu de s'allonger en se rétrécissant, comme dans l'œuf qui a fourni la FIG. **84**, le conducteur peut au contraire s'affaisser sur l'orifice micropylaire et le déborder. Dans ces conditions, une coupe non exactement axiale, qui n'intéressera pas l'orifice même, montrera le chorion sous la forme d'une pellicule mince, homogène, très colorable, interposée entre la membrane vitelline et le conducteur; telle est, semble-t-il, l'interprétation qu'il faut donner de la FIG. **82**.

2. *Type de* Fausta radicum. — Parmi les espèces ovi-larvipares à chorion très délicat et flexible, mais pourtant nettement structuré, celle-ci fournit d'assez bonnes images de l'ectomicropyle en voie de développement.

La FIG. **88** en reproduit le plus jeune stade qui ait été identifié. Sur le contour latéral de l'œuf, le chorion a déjà par places sa structure définitive (côté gauche de la figure). Sur le devant, il n'est encore représenté que par une ébauche en forme de membrane épaisse sans accidents, ne retenant pas l'hématoxyline ferrique, perforée d'une large ouverture médiane par laquelle descend le conducteur. Cette ébauche est demeurée en place, tandis qu'à la suite d'une rétraction de l'ovoplasme provoquée par les traitements la membrane vitelline s'est déprimée au-dessous d'elle. Les lèvres de l'orifice sont coupées net; elles ont retenu le colorant, ce qui suppose sans doute que la substance constitutive y est plus condensée que dans le reste de l'ébauche.

Sur les FIG. **87** et **90**, relatives à un stade légèrement plus avancé, le chorion constitue dans la région micropylaire une pellicule mince, très colorable parce que condensée, offrant quelques saillies externes, dont une, tout à fait marginale, est assez accentuée.

Le croquis FIG. **89** est emprunté à un œuf presque prêt à quitter l'ovariole, comme l'indique la résorption considérable subie par la chambre nourricière; on peut croire que l'image traduit l'état de choses définitif ou presque définitif. La membrane vitelline est mince et colorée, sauf dans la région micropylaire où elle est épaisse, chamarrée de noir et de pâle (HEIDENHAIN) et déprimée vers l'ovoplasme. Le chorion est bien formé partout, assez délicat et ouvragé au-dessus des parties minces de la membrane vitelline, épais et homogène dans la région micropylaire. L'orifice médian s'ouvre dans une assez vaste cavité lenticulaire comprise entre le chorion et la membrane vitelline, qu'il faut sans doute regarder comme artificielle, en grande partie au moins, et due à la dépression rétractionnelle de cette dernière membrane. Les lèvres mêmes de l'orifice sont irrégulièrement amincies, mais en même temps renforcées par une crête assez saillante qui naît à une petite distance de la perforation et s'incurve en dedans. Tout cet ensemble anfractueux, constitué par le pertuis micropylaire, la cavité en forme de lentille qui le prolonge en dessous et la gorge annulaire qui le complète en dessus, est éminemment propre à soutenir le conducteur.

3. *Type de* Carcelia .— Il s'agit d'une espèce ovipare dont le chorion est notablement plus épais que celui des larvipares. Déjà remarquable par son entomicropyle et par l'absence d'un conducteur bien développé, cette espèce l'est encore par la disposition toute nouvelle de son ectomicropyle.

A un stade où le chorion a sa structure définitive et son épaisseur à peu près complète en dehors de la région micropylaire, l'ectomicropyle n'est encore qu'à moitié formé. Il se présente alors en coupe médiane comme une partie du chorion demeurée mince et sans structure, irrégulièrement excavée en dehors et limitée par deux saillies qui sont la section d'une crête annulaire en voie de croissance.

C'est l'état de choses représenté FIG. **94**, dans un dessin d'ensemble correspondant aux mêmes conditions que les figures précédemment examinées; pour plus de netteté, les enveloppes seules ont été reproduites à part et à un plus fort grossissement, FIG. **93**. On reconnaît que le chorion banal, *c*, réalise le type à deux pellicules limitantes réunies par des piliers perpendiculaires, la limitante externe étant relativement épaisse et les piliers s'élargissant à leurs extrémités, si bien que les intervalles compris entre eux prennent l'aspect de cavités arrondies. Le rudiment ectomicropylaire peut être considéré comme une région choriale où les deux limitantes seraient confondues en une seule membrane, le plancher de l'excavation γ, qui semble se continuer en dessous par une matière assez granuleuse interposée entre l'ecto- et l'entomicropyle. Cette partie est achevée, tandis que les saillies α, β, sont destinées à se compléter; elles sont visibles dans toutes les coupes médianes, à quelque azimuth qu'elles correspondent, et donc représentent la section d'une crête annulaire mince; c'est accidentellement que dans la coupe dessinée elles se montrent inclinées dans un même sens.

La FIG. **94** permet de remarquer entre les saillies un espace clair que l'on croirait vide; il est dû à un retrait des cellules micropylaires survenu après la formation du plancher : si ces cellules chorionisent encore ultérieurement, elles ne pourront que donner naissance à une voûte tendue au-dessus de α, β.

La FIG. **95** est relative à un stade un peu plus avancé. Les rapports des parties y sont assez troublés, ainsi qu'il arrive presque forcément dès que le chorion devient par trop imperméable aux réactifs; malgré cela, les parties elles-mêmes sont aisées à identifier par comparaison avec la figure précédente, à la seule condition de supprimer idéalement le vide de rétrac-

tion *r*. Les deux saillies qui correspondent à *α*, *β*, s'inclinent ici fortement l'une vers l'autre en circonscrivant une cavité encore ouverte en dehors, appelée à être fermée par une voûte arrondie déjà indiquée par une pellicule à peine arrêtée; dans cet exemplaire, la voûte obturatrice est moins large que le plancher.

La FIG. **96** est la coupe médiane de l'ectomicropyle définitif, lequel forme au pôle antérieur de l'œuf une saillie obtuse, FIG. **97**. Un dôme obturateur perforé de plusieurs pores s'est développé tardivement au-dessus de la crête annulaire, conformément aux indications relevées sur les figures précédentes, et par là l'excavation primitive se trouve transformée en une chambre intrachoriale relativement spacieuse. On dirait qu'au lieu de chorioniser d'une façon continue, comme les cellules formatrices de la saillie qui devient la paroi latérale de la cavité, les cellules micropylaires médianes ont eu deux périodes d'activité correspondant à la formation du plancher et de la voûte, séparées par un repos correspondant à l'espace vide. Mais il serait plus conforme aux notions acquises sur les changements brusques survenant parfois dans l'activité des cellules choriogènes (ch. II), de concevoir que les cellules dont il s'agit ont élaboré ici successivement : une formation solide, le plancher, une formation liquide occupant la cavité qui paraît vide et une dernière formation solide, la voûte perforée. La matière liquide ou équivalemment telle qui remplit la cavité ectomicropylaire, et sans doute aussi les pores qui y donnent accès, ne serait alors qu'une sorte de conducteur demeuré rudimentaire.

Une question importante, que les figures étudiées posent sans la résoudre, c'est de savoir comment la chambre choriale, véritable vestibule micropylaire, est mise en communication avec l'entomicropyle. On se serait attendu à trouver des perforations au plancher comme à la voûte; il a été impossible d'en découvrir, même en appliquant à des préparations paraissant bonnes, l'objectif 1,40. Sans affirmer catégoriquement leur absence, des détails de cette nature pouvant aisément échapper à l'observation, il faudrait donc admettre que les spermies, une fois parvenues dans le vestibule, où elles sont d'ailleurs mécaniquement protégées, ont à effectuer un travail complémentaire de forage. La pellicule qui reste à traverser peut être modifiée chimiquement, et malgré sa continuité manifeste avec la limitante interne du chorion banal, elle semble avoir une assez faible consistance.

f. Coup d'œil d'ensemble.

1. *Remarques sur l'origine.* — L'appareil micropylaire est imputable en commun à l'activité morphogénique de l'ovocyte et à celle de certains éléments maternels, cellules micropylaires et cellules communes de l'épithélium péri-ovocytaire.

L'intervention de l'ovocyte dans la réalisation de dispositifs en rapport avec la pénétration de la cellule ♂ se manifeste quelquefois par la formation d'un amas de matériel ovoplasmique condensé, bien distinct des enveloppes, apposé du dedans au-dessous du micropyle et pouvant être temporaire *(Compsilura*, FIG. **81**, *esm)*. Cette intervention est en tout cas la règle dans le développement de l'entomicropyle, qui n'est qu'une région différenciée de la membrane vitelline et comme telle provient à la fois de l'ovocyte et des cellules maternelles.

Les éléments désignés dans les descriptions qui précèdent sous le nom de *cellules micropylaires* ont une origine à part, déterminée avec précision par GROSS chez les Syrphides et qui se retrouve chez les Muscides entomobies. Leur rôle peut être en même temps un peu variable d'une espèce à l'autre, et multiple chez la même espèce, au moins dans le sens où on doit considérer comme multiple le fonctionnement des cellules ventrales, dans le cas d'un chorion adhésif : toujours elles contribuent à la formation de l'entomicropyle durant la première période de leur activité morphogénique; plus tard, seules ou avec les cellules choriogènes ordinaires immédiatement voisines, elles forment le conducteur chez les espèces où il prend tout son développement *(Compsilura*, *Fausta)*, et alors elles n'interviennent dans la formation de l'ectomicropyle qu'en réservant la place de l'orifice médian; ou bien elles forment la partie centrale de l'ectomicropyle avec le conducteur plus ou moins développé qui peut s'y adjoindre *(Carcelia* et aussi *Calliphora* chez les Muscides communes).

Parmi les cellules choriogènes banales, celles qui interviennent dans la formation de l'appareil micropylaire sont celles qui, après avoir fait partie de l'épithélium latéral de la chambre ovocytaire, ont glissé en avant à l'époque de la grande résorption des nourricières et sont venues s'accoler aux micropylaires. On doit leur attribuer, en plus d'une participation à la formation de l'entomicropyle, la formation exclusive des parties de l'ectomicropyle qui s'étendent plus ou moins loin, autour de l'orifice médian, sous la forme d'une zone choriale modifiée.

2. *Remarques générales sur les parties constitutives.* — L'entomicropyle est la première en date. C'est une région de la membrane vitelline notablement épaissie, offrant à son milieu un pore réel *(Compsilura)*, ou une place de moindre résistance plus claire dans les préparations convenablement décolorées *(Micropalpus)*, ou n'y montrant aucune particularité saisissable, et prenant graduellement en dehors les caractères de la membrane vitelline banale. L'épaississement peut se localiser et affecter la forme d'une protubérance interne *(Blepharidea)*, ou celle d'un appendice pédiculisé plongeant dans l'ovoplasme *(Carcelia)*.

Le conducteur micropylaire est, de par son origine et dans les espèces où il atteint tout son développement, une étroite région choriale différenciée, visible chez beaucoup d'espèces bien avant la zone de chorion moins modifié qui se développera plus tard autour de lui. La substance qui le constitue, au moins dans sa région distale, paraît assez voisine de celle qui forme l'entomicropyle pour qu'il puisse s'établir entre les deux une véritable continuité. Malgré des apparences fréquentes d'entière homogénéité à l'état définitif, malgré des réactions chromatiques distinctes à la fois de celles de l'ectomicropyle et de l'entomicropyle [1], et qui tendraient souvent à faire considérer le conducteur comme un simple amas de substance dégénérative, la structure réticulo-fibrillaire qu'il offre à l'état jeune et des indices de voies internes, trop fréquents pour pouvoir être totalement négligés, doivent faire admettre qu'il s'agit plutôt d'une différenciation choriale tendant vers un état limite très voisin d'un état gélatinoïde. Le conducteur a une véritable importance dans la genèse de l'ectomicropyle, en ce sens qu'il réserve d'avance la place du pertuis médian. Lorsque le conducteur n'est que modérément saillant en dehors, on trouve en général que sa formation est retardée, les cellules formatrices élaborant tout d'abord une zone de chorion ordinaire; lorsqu'il n'est pas du tout saillant et semble faire défaut, il paraît néanmoins représenté par la substance molle et claire qui remplit le ou les pertuis médians et la cavité qui peut leur faire suite.

L'ectomicropyle est, par rapport à l'enveloppe externe de l'œuf, ce qu'est l'entomicropyle par rapport à son enveloppe interne, une région différenciée. Il contient un pertuis simple ou multiple, le micropyle proprement dit, et une zone périmicropylaire modifiée qui, en dehors, passe

[1] Dans le mélange induline-éosine p. ex., le conducteur seul devient bleu-verdâtre, chez *Calliphora*, les enveloppes prenant une teinte violet-rouge.

graduellement aux caractères du chorion banal. Chez les espèces où le conducteur est très développé, le pertuis est très large et traverse toute l'épaisseur de l'enveloppe; parmi celles où il est très réduit, *Carcelia* montre des pores multiples qui s'ouvrent dans une chambre intrachoriale, au lieu de s'ouvrir directement sur l'entomicropyle.

g. Rapprochement avec les Muscides communes à larves créophages.

Puisque ce sont les Muscides communes (g. *Calliphora*, *Lucilia*...) qui ont servi aux premières observations sur le micropyle, et auxquelles se rapportent plus ou moins directement bien des données devenues classiques sur l'imprégnation de l'œuf d'Insecte, il y aurait un véritable intérêt à préciser jusqu'à quel point les résultats exposés ci-dessus se retrouvent dans ces espèces. A défaut d'une étude suivie et détaillée, quelques simples indications, relatives à des stades particulièrement caractéristiques, serviront de première orientation à cet égard.

Il existe chez ces espèces des cellules micropylaires qui viennent à un moment donné s'installer au pôle antérieur de l'ovocyte, où elles forment un ilot médian d'abord isolé. Un peu après, l'épithélium latéral vient se mettre en continuité avec ce massif, et la chambre nourricière, qui est entrée alors dans sa période de résorption rapide, se trouve ainsi séparée de la chambre ovocytaire par une cloison encore plus semblable aux autres régions de l'enveloppe choriogène que ce n'est le cas pour les entomobies.

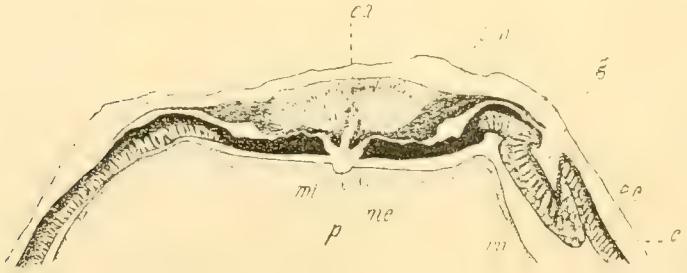


FIG. 9*t*. Appareil micropylaire de *Lucilia* (d'après une coupe menée obliquement par rapport à la gouttière).

c, chorion; — *ca*, canal axial?; — *cm*, conducteur micropylaire; — *ec*, épithélium choriogène (non dessiné); — *g*, gouttière; — *me*, ectomicropyle; — *mi*, entomicropyle; — *mv*, membrane vitelline; — *p*, pore entomicropylaire incomplet.

L'entomicropyle se présente, chez *Calliphora*, comme une partie de la membrane vitelline modérément épaissie; chez *Lucilia*, l'épaississement proémine dans l'ovoplasme comme dans le cas de *Blepharidea*, et se montre creusé en dehors d'une cavité paraissant demeurer incomplète, FIG. 9*t*, *mi*, *p*.

L'ectomicropyle comporte un pertuis simple, étroit, en entonnoir, creusé au milieu d'une large dépression en forme de cuvette dont le bord externe se relève en un pli plus ou moins saillant. Le fond de la cuvette se présente souvent dans les coupes comme une zone choriale homogène; pourtant les bonnes coupes y montrent, chez *Calliphora*, une palissade de gros filaments irréguliers et inégaux, implantés sur une pellicule interne effectivement homogène; ces filaments sont flottants en dehors, plus distincts et plus longs au voisinage immédiat du pertuis où ils forment sur les coupes deux touffes divergentes, FIG. **10***t*, *me*.

FIG. **10***t*. Ectomicropyle et conducteur de *Calliphora*, d'après la coupe médiane d'une chambre très avancée.

c, chorion; — *ca*, canal axial?; — *cm*, conducteur micropylaire; — *cn*, reste de la chambre nourricière; — *ec*, épithélium choriogène; — *me*, ectomicropyle hérissé de filaments surtout distincts au bord du pertuis médian.

Le conducteur n'a pu être observé qu'à des stades assez avancés. On dirait, d'après la FIG. **10***t*, qu'il ne se différencie que tardivement, après l'ectomicropyle, sous la forme d'une masse claire largement arrondie en dehors, paraissant comme découpée dans la zone cytoplasmique interne de l'épithélium. Il est nettement structuré; on peut aisément y reconnaître une trame réticulo-fibrillaire qui est en continuité avec le réticulum des cellules formatrices. Ses affinités chromatiques diffèrent à la fois de celles de l'épithélium et de celles du chorion : dans une teinture aqueuse de bleu de Lyon additionnée de très peu d'éosine il se colore en bleu pur, tandis que l'épithélium et le chorion prennent un ton bleu-violet, indiquant un mélange de substance cyanophile et de substance éosinophile.

Dans diverses préparations se sont montrés des indices d'un tunnel irrégulier intérieur ou conducteur, dont les parois tendraient à apparaître

en coupe comme deux fortes trabécules parallèles, FIG. **10**$_t$, *ca*. Ces traînées, que l'on serait porté tout d'abord à interpréter comme de simples membranes des cellules micropylaires, ne correspondent pas nécessairement aux limites communes de ces éléments, parfois même elles aboutissent plutôt à un noyau. Au demeurant, néanmoins, il s'agit de détails jusqu'ici mal caractérisés et on ne peut affirmer l'existence d'un vrai canal que sous la réserve de confirmations ultérieures.

Sur la FIG. **9**$_t$, qui se rapporte à un stade beaucoup plus avancé, le conducteur, devenu complètement homogène, a simplement l'aspect d'une goutte de mucosité. On peut reconnaître sur la préparation même que sa substance s'étend sous la forme d'une couche très délicate bien au-delà de la masse principale (couche de MEISSNER). L'épithélium est totalement épuisé et en dégénérescence.

h. Rapprochement avec les Mellifères.

L'œuf de bourdon ayant été utilisé concurremment avec celui de mouche pour définir la signification des enveloppes en général et celle des divers constitutifs de l'appareil micropylaire en particulier, une étude rapide de ce type serait ici indiquée. A son défaut l'abeille, où toutes choses paraissent bien se présenter de la même manière, nous fournira quelques renseignements comparatifs.

Rappelons que chez ces insectes la chambre ovocytaire et la chambre nourricière correspondante demeurent très distinctes jusqu'à la formation de la membrane vitelline. Elles communiquent alors entre elles par une solution de continuité ménagée dans les deux enveloppes épithéliales, qui sert au passage des matériaux nutritifs fournis à l'ovocyte et, en dernier lieu, à celui des grandes cellules nourricières elles-mêmes. Au moment où s'accomplit ce dernier processus, la chambre nourricière se réduit subitement et se transforme : les cellules épithéliales s'y dispersent sans ordre en un amas lâche, ordinairement déjeté latéralement par rapport à la chambre ovocytaire devenue très grande, FIG. **98** et **99**, *ct*; beaucoup de noyaux y sont bien conservés, mais les limites cellulaires n'y sont pas distinctes; on dirait que les corps cytoplasmiques se sont fusionnés en un amas vacuoleux emprisonnant çà et là des restes dégénératifs divers.

L'entomicropyle jeune comporte un large orifice ménagé au milieu d'une région épaissie de la membrane vitelline. Les bords en sont d'aspect

assez variable : coupés droit ou obliques et relevés, FIG. **98**, en biseau ou excavés, FIG. **99**, ces différences accidentelles tendant sans doute à s'effacer lors de la formation du chorion. Tout porte à croire que l'orifice occupe la place même de l'isthme primitif et doit son existence à ce que les cellules choriogènes ont jusqu'ici fait défaut à cet endroit.

Cet état dure peu. Avant que le reste de la chambre nourricière ait eu le temps de se modifier, on trouve que l'enveloppe épithéliale est devenue complète en avant de l'ovocyte et on constate que la région du futur micropyle externe est occupée par des cellules beaucoup plus étroites que les cellules ordinaires, FIG. **99**, *fm*, dont l'allure générale rappelle de près celle des micropylaires des Muscides. Qu'elle en est l'origine? Faut-il croire que ce sont des éléments de l'enveloppe ovocytaire repoussés vers ce point par une pression latérale résultant de l'intercalation d'éléments néoformés; doit-on supposer plutôt qu'il s'agit de cellules ayant fait partie de la chambre nourricière? La question ne pourrait être résolue qu'en remontant sans discontinuité du stade actuel à celui des chambres communiquant librement.

Les deux FIG. **100** et **101** sont destinées à fournir quelques renseignements sur les enveloppes de l'œuf mûr, prêt à abandonner l'ovaire; seulement l'œuf auquel on les emprunte a été traité dans des conditions accidentelles d'ou résulte pour la coupe d'ensemble un aspect insolite, sur lequel il convient de faire avant tout quelques remarques.

Sous l'influence de causes difficiles à définir, ayant agi en tout cas sur plusieurs œufs dans les ovaires d'une même reine probablement malade, la membrane vitelline et le chorion ont cédé à un excès de pression interne, et une extraovation s'est produite. Ce qu'il y a d'assez remarquable dans le cas, c'est que l'extraovat s'est répandu tout autour de l'œuf en une couche régulière, non point en passant entre les deux enveloppes, bien qu'elles soient partout libres l'une sur l'autre, mais en coulant entre le chorion et l'épithélium. La zone accidentelle ainsi formée offre la même structure que le corps de l'œuf, avec en moins seulement les corpuscules protéiques très colorables qui parsèment la trame de celui-ci. L'épithélium est très aplati et très réduit, sauf aux deux régions qui correspondent respectivement au micropyle et à la surface adhésive postérieure; la substance de l'œuf s'est appliquée sur cette enveloppe très intimement, si bien qu'on n'aperçoit entre les deux aucune ligne de démarcation.

Cet œuf est utilisé ici malgré son état non normal, parce que l'accident

dont il est frappé a eu pour résultat de maintenir à proximité l'une de l'autre les deux enveloppes, ce qui permet de mieux apprécier leurs caractères respectifs et leur allure. La membrane vitelline, qui a commencé par être très épaisse, se trouve actuellement ramenée à l'état de pellicule délicate, demeurant toutefois un peu plus forte que le chorion (même dans l'œuf pondu). Cette dernière enveloppe est homogène et extrêmement fine [1].

La région micropylaire est représentée à part sous un plus fort grossissement dans la FIG. **101**. Le large orifice de l'entomicropyle est indistinct (accidentellement?). L'ectomicropyle *em* comprend un ensemble de canaux creusés dans une substance homogène et disposés en un faisceau conique à sommet tourné vers l'œuf; ce sommet est prolongé par une traînée irrégulière qui correspond probablement à la substance granuleuse dont il a été question à propos de *Carcelia*. Il est assez probable que de face on verrait un ensemble de pores, et que les canaux ont été formés par les cellules *fm* de la FIG. **99** suivant le mécanisme étudié à propos du gâteau d'abeilles de *Gymnosoma*.

La silhouette de l'œuf pondu, examiné à frais *in toto* en milieu peu réfringent, ne montre pas de conducteur micropylaire exserte. Il est néanmoins vraisemblable que les canaux sont remplis d'une substance molle ou liquide fonctionnant comme un conducteur réduit.

Si incomplètes qu'elles soient, ces données permettent d'entrevoir qu'au point de vue du développement de l'appareil micropylaire on ne saurait guère établir, entre deux groupes aussi éloignés que les Muscides et les Apides, un parallélisme susceptible d'être poursuivi dans les détails, mais que l'on y peut relever néanmoins des traits communs, tels l'épaississement considérable de toute la région antérieure de la membrane vitelline, la formation d'un orifice médian par simple arrêt local des processus qui donnent naissance à cette membrane, l'existence de cellules micropylaires spéciales. Chez les hyménoptères, l'origine de ces éléments reste à préciser. Leur manière de travailler est autre que chez les diptères : au lieu d'aboutir à la formation d'un conducteur proprement dit ou d'un système en tenant lieu, elles donnent naissance à un ensemble de canaux que tout porte à rapprocher d'une formation alvéolée et qui serait, parmi les différenciations micro-

[1] Vu de face, le chorion montre un très délicat carrelage déjà remarqué par LEUCKART, mais je n'ai pu reconnaître sur les coupes aucune trace de structure.

pylaires, l'équivalent de la couche en gâteau d'abeille de *Gymnosoma* parmi les formations adhésives; mais dans un cas comme dans l'autre il s'agit toujours d'une simple modalité de l'activité choriogène.

i. Revision et critique des données bibliographiques.

En plus des données intéressant l'étude extérieure de l'appareil micropylaire dont on a tenu compte plus haut, les observateurs qui se sont occupés des Muscides ou des groupes voisins en ont publié d'autres qui se rattachent à l'étude interne ou au développement de ces formations.

1. Meissner (54) déjà a reconnu chez *Musca vomitoria (Calliph. erythroc.)* l'existence d'un orifice micropylaire percé dans la membrane vitelline et soudé par ses bords à l'orifice correspondant du chorion. A la question de savoir comment se forment ces deux orifices, il répond qu'on ne peut rien dire du premier, mais que celui-là peut agir comme déterminant par rapport au second, dans ce sens que les cellules folliculaires, dont la fusion partielle donne naissance au chorion, — l'auteur se fait ici l'écho d'une ancienne idée de Stein totalement abandonnée, — ne se fusionnent pas au-dessus de l'orifice préexistant.

Meissner touche là deux points : 1° l'existence d'un pertuis intéressant à la fois chorion et membrane vitelline, 2° la soudure des deux enveloppes par les bords de ces orifices. Divers observateurs ont confirmé postérieurement l'un et l'autre, tout en publiant des données qui semblent les contredire.

C'est ainsi que Weismann (64), après s'être simplement référé à Meissner pour la disposition du micropyle (op. cit., p. 45 du tiré à part), ne s'occupe plus de soudure dans sa fig. 52 (Taf. IV), où il représente un œuf rétracté, très correctement entouré de sa membrane vitelline, celle-ci n'ayant aucun rapport avec le micropyle chorial.

Même remarque à faire à propos de Henking (88), qui, tout en affirmant la soudure, avec Meissner et Leuckart (op. cit., p. 297), donne, fig. 7, une coupe médiane de la chambre ovocytaire où chorion et membrane vitelline sont partout très indépendants.

Les coupes de première exploration faites à l'occasion du présent travail dans les ovaires des Muscides communes : *Lucilia*, *Calliphora*, fig. 9_t, 10_t, n'ont montré qu'une superposition sans soudure. Parmi les entomobies, la plupart des espèces étudiées n'ont présenté aucun indice d'adhérence,

mais chez quelques-unes : *Carcelia cheloniæ, Bigonichæta setipennis, Paraplagia trepida*, les deux sortes de parties paraissent bien être soudées. D'ailleurs, même lorsque les lèvres des orifices demeurent libres en elles-mêmes, le conducteur qui les traverse tous deux ou qui, après avoir traversé l'orifice chorial, vient se souder sur l'entomicropyle imperforé, constitue une liaison matérielle qui pourra, suivant les cas, céder ou résister aux rétractions qui tendent à la rompre, ce qui suffirait à expliquer en grande partie la diversité des résultats observés (1). Il convient d'ajouter que l'orifice entomicropylaire, très distinct dans un grand nombre de cas, se dissimule aisément.

Que s'il s'agit d'assigner les déterminants premiers des pertuis, nous sommes aujourd'hui à peine plus avancés qu'au temps de Meissner. Dans le cas de l'entomicropyle, lorsqu'il existe antérieurement à la formation de la membrane vitelline un isthme ovoplasmique faisant communiquer les chambres ovocytaire et nourricière, rien n'empêche d'accepter l'idée de Leydig et d'admettre que la place du futur orifice micropylaire est marquée d'avance par cette bande (2); mais lorsque tout est identique autour de cette place, ainsi qu'il arrive beaucoup plus généralement, il ne semble pas qu'on puisse chercher le déterminant en question en dehors des causes intrinsèques qui gouvernent l'évolution et la morphogénie de l'œuf. Dans le cas de l'ectomicropyle, le conducteur, s'il préexiste, paraît bien fonctionner comme déterminant du pertuis; s'il n'y a pas de conducteur, la question doit être discutée à part pour chaque espèce et ne paraît pas comporter toujours une solution indiscutable.

2. Stuhlmann (86), toujours à propos de la mouche à viande, a appelé l'attention sur un détail qui, suivant toute vraisemblance, appartient objectivement à l'entomicropyle; il le représente dans sa fig. 103. C'est une tache hémisphérique, » ein halbkugelförmiger Fleck «, que l'auteur s'efforce de distinguer de la membrane vitelline, préférant l'envisager comme une sécrétion de l'ovoplasme ou un produit de transformation d'une partie de sa masse.

On peut effectivement rencontrer chez les Muscides des condensations

(1) Lowne (93-95) affirme d'après ses coupes, en conformité avec Leydig (1866), que la membrane vitelline adhère au micropyle, chez *Calliphora erythrocephala*.

(2) Korschelt (87*a*, p. 222) ne pense pas que la communication entre les deux espèces de chambres se maintienne jusqu'au développement du micropyle. Il incline davantage à admettre un mode de formation rappelant celui des canaux-pores du chorion

sous-micropylaires de l'ovoplasme qui vérifient en partie la description de STUHLMANN; on en a vu plus haut un exemple dans *Compsilura*. Mais ce sont des formations dont la nature ovoplasmique se révèle par tout un ensemble de caractères : texture, réactions chromatiques, délimitation moins nette du côté du corps principal de l'ovocyte que du côté de la membrane vitelline. La figure de STUHLMANN indiquerait plutôt un épaississement de cette dernière membrane, tout à fait comparable, aux franges près, à celui de *Blepharidea*, FIG. **77**, ou mieux encore à celui de *Lucilia*, FIG. **9**$_t$. L'auteur, il est vrai, a repoussé d'avance cette idée : « Dass aber doch zu der Dotterhaut nicht in unmittelbarer Beziehung steht », dit-il, « beweist erstens, dass es stets scharf gegen dieselbe abgesetzt ist; und zweitens, dass es mit Carmin sich etwas heller als die Dotterhaut färbt » (op. cit., p. 52). Seulement, des deux raisons alléguées, la première est en contradiction avec la figure elle-même et la seconde manifestement faible.

3. L'important mémoire de HENKING (88), déjà cité ci-dessus à propos de celui de MEISSNER, contient diverses données sur *Musca vomitoria*, confirmatrices en général de celles de MEISSNER et de LEUCKART, et plusieurs des figures montrent que l'auteur a eu sous les yeux des stades assez caractéristiques de l'appareil micropylaire en voie de développement. Malheureusement, les explications de ces figures sont un peu sommaires; des détails comme l'épaississement sous-micropylaire de la membrane vitelline, fig. 7, ne sont pas interprétés et l'identification de cette membrane, ici définitivement modelée, avec le rudiment épais et vacuoleux de la fig. 10, n'est pas faite; ce rudiment, enfin, est simplement interprété comme chorion.

Une circonstance plus importante encore à rappeler, pour montrer ce qu'était pour HENKING l'appareil micropylaire de la mouche à viande pris au complet, c'est qu'il y rattachait la « Schalenrinne ». C'est une vue reprise depuis par THOMPSON LOWNE, dont il faut dire quelques mots à propos du livre de cet auteur.

4. Les idées particulières de LOWNE (93-95) sur le chorion et le micropyle ont fait un peu plus haut (étude extérieure de l'ectomicropyle) l'objet de quelques remarques. Il suffira de parler ici de sa manière de comprendre la *gouttière dorsale*.

Il s'agit d'une invagination choriale très caractéristique de tout un groupe de Muscides, qui a donné lieu aux interprétations les plus diverses. LEUCKART (55) y voyait avant tout un dispositif destiné à faciliter l'éclosion. HENKING (88), sans rejeter la possibilité de ce rôle, constatait que cette gout-

tière est apte en outre à servir à la respiration; pourtant, sa destination principale était à ses yeux de guider les spermies dans leur progression vers le micropyle. Lowne (95), renchérissant sur cette idée, voit dans la gouttière dorsale un *canal micropylaire*, reste intéressant d'une disposition ancestrale qui témoignerait d'une migration du micropyle, primitivement placé au pôle postérieur de l'œuf. Encore une vue originale par laquelle l'auteur de la Blow-Fly est sûr de se séparer des autres embryologistes. Ceux-ci, ne trouvant aucune relation structurale entre la gouttière et le micropyle, jugeront probablement que le diagramme de Lowne, fig. 97, D, construit dans la double hypothèse de la constitution cellulaire du chorion et d'une continuité entre l'orifice micropylaire et la gouttière, est irréductible à l'objectivité.

Le rôle même de voie spermienne, tel qu'il a été imaginé par Henking, et que cet auteur s'est efforcé d'appuyer sur une discussion détaillée des circonstances dans lesquelles l'œuf peut se trouver, lors de la fécondation, conservera probablement peu de vraisemblance pour qui se sera rendu compte, par des observations personnelles, de la disposition de la chambre d'imprégnation. Si l'on peut en juger par ce qui se passe dans les organes rapidement extraits de la mouche et examinés dans l'eau salée, un œuf qui descend de la trompe dans l'utérus est étroitement serré par la paroi très musculeuse de cette chambre et maintenu, grâce à des contractions énergiques, dans une attitude telle que le micropyle corresponde au débouché de l'appareil spermathécal. Les spermies doivent s'engluer directement dans la substance du conducteur. Celles que l'on pourra trouver loin de cette place ne sauraient être considérées que comme des unités surnuméraires, probablement destinées à périr.

La gouttière dorsale, région coquillière essentiellement constituée par une invagination longitudinale où la structure est plus lâche et plus spongieuse que dans les parties voisines, doit à cette circonstance d'être mécaniquement moins résistante. Aussi doit-on reconnaître qu'elle a, au moins accessoirement, le rôle entrevu par Leuckart et admis aussi par Henking, de faciliter l'éclosion. L'idée en est d'ailleurs ancienne. A propos de la mouche bleue de la viande, Réaumur (1738, IV, p. 369) parle de la gouttière comme d'une *languette longitudinale* » qui est ce que l'extérieur de l'œuf a de plus singulier « et observe que » cette languette s'entr'ouvre près d'un des bouts de l'œuf, lorsque le ver fait des efforts pour en sortir «. Une note de Laboulbène (86) sur un œuf de larve créophage indéter-

minée [1], et des observations personnelles faites sur celui de *Mesembrina meridiana*, où la gouttière est du même type que chez *Calliphora* et *Lucilia*, et encore mieux caractérisée comme région à structure lâche, confirment pleinement les données de Réaumur [2].

Mais, si la différenciation d'une structure lâche, dans la gouttière dorsale, entraîne comme conséquence mécanique une diminution locale de la résistance à la rupture, et par le fait même conditionne partiellement le processus de l'éclosion, cette différenciation a néanmoins sa première raison d'être dans la perméabilité aux gaz : le rôle de dispositif respiratoire, admis en seconde ligne par Henking, doit être tenu pour le rôle principal, ainsi qu'il ressort du rapprochement avec d'autres organes pneumatiques du chorion. Nous reviendrons un peu plus loin sur ce point [3].

5. Après les travaux concernant directement les Muscides communes et notamment le *Calliphora erythrocephala*, celui qui nous intéresse le plus ici est le mémoire déja cité de Gross (03). Les cellules micropylaires découvertes par cet observateur chez les Syrphides se retrouvent, comme nous l'avons vu, chez les Muscides, avec leur même origine si spéciale et leur

---

(1) Laboulbène rapporte avoir vu une pièce longitudinale, indiquée dans cet œuf par un double trait (les bords de la gouttière), se détacher sous la pression du couvre-objet en ne demeurant adhérente au reste de la coquille que par un bout.

(2) Tout en reconnaissant que le *canal micropylaire* (la gouttière dorsale) est envahi par l'air peu de temps après la ponte, Lowne (95) ne croit pas qu'il y ait lieu de lui attribuer avec Herold une relation avec la fonction respiratoire.

(3) On peut dire que dans le cas des œufs à gouttière l'éclosion typique comporte l'éclatement de la coquille suivant les deux lignes de moindre résistance dessinées par les bords de cette formation, ou suivant une de ces lignes.

Weismann (64) n'a observé l'éclosion de *Calliphora* que sur des œufs débarrassés au préalable du chorion, mais la façon dont il décrit le phénomène ferait supposer que l'armure buccale de la larve y joue, à ses yeux, le principal rôle (p. 86). L'éclosion consiste au contraire dans un véritable processus de déhiscence, survenant à la suite de violentes contractions musculaires qui accumulent l'hémolymphe dans la région antérieure du corps. La coque, fendue par éclatement, se chiffonne d'ordinaire tandis que la larve s'en échappe, du moins chez les espèces où elle est très délicate, mais si elle est mise dans l'eau avant sa dessiccation elle reprend sa forme et laisse reconnaître une valve d'éclosion rappelant celle dessinée par Laboulbène.

Mesembrina meridiana serait constamment vivipare, d'après N. Holmgren (04, p. 451). Plus exactement c'est une espèce ovi-larvipare. Le développement embryonnaire se fait dans l'utérus, seulement l'éclosion n'a lieu qu'au dehors, après la ponte. Les grandes dimensions de l'œuf et la parfaite distinction de la gouttière permettent d'en suivre à la loupe toutes les particularités; la déhiscence n'a lieu ici que suivant un des bords de la gouttière et la larve se libère sans chiffonner l'enveloppe choriale. L'éclosion, il est vrai, n'a été observée qu'une fois; malgré cela, le fait qu'on ne trouve jamais dans l'utérus des coques vides, comme on en trouve dans les espèces sûrement larvipares, comme *Sarcophaga*, indiquerait déjà que le phénomène est normalement extérieur.

même habitus général; il importe d'examiner s'il y a également parallélisme entre les processus formateurs des diverses parties de l'appareil micropylaire.

Une fois parvenues contre l'œuf, les cellules micropylaires de *Xanthogramma citrofasciata* sécrètent un petit disque qui s'épaissit bientôt en une sorte de coussin (zu einem polsterförmigen Gebilde). Lorsque se forme l'endochorion, il reste au-dessus du Polster un vide, le protoplasme situé au-dessus y envoie un prolongement qui perfore le Polster et qui, se retirant plus tard, laisse un canal, « und die Micropyle ist fertig » (op. cit., p. 109). Le Polster, porteur du canal micropylaire, pourrait être pris pour un épaississement de la membrane vitelline, ajoute l'auteur, mais son mode de formation s'y oppose : c'est une dépendance du chorion, lequel compte trois couches dans la région micropylaire : exochorion, endochorion, Polster.

Chez *Chrysotoxum vernale*, le Polster est presque entièrement soudé à l'endochorion qui le surmonte, preuve qu'il doit bien être rapporté au chorion, non à la membrane vitelline. Il est tout à fait digne de remarque, ajoute Gross, qu'ici le canal micropylaire ne traverse pas complètement le Polster, soit que l'observation soit en défaut, soit que les spermies puissent, grâce à leur tête terminée en pointe, pénétrer sans un orifice préexistant : « Ein so feiner Canal lässt sich natürlich weder an Totalpräparation, noch auf Schnitten mit Sicherheit in seiner ganzen Länge verfolgen. Andrerseits, kann das Polster, das sich tinctoriell immer ähnlich verhält wie der Dotter, ja auch weich genug sein, um den bei den Insekten bekanntlich sehr spitzen Spermatozoenköpfen das Eindringen auch ohne vorgebildete Oeffnung zu ermöglichen » (op. cit., p. 112).

Évidemment ces descriptions seraient bien près de coïncider avec celles qui ont été données ci-dessus d'après les Muscides, si l'on s'entendait sur la manière d'interpréter les enveloppes de l'œuf. Gross fait usage de la terminologie de Korschelt et appelle *Endochorion* la membrane qui, une fois condensée, constitue dans l'œuf mûr ce qui y a été appelé membrane vitelline par Meissner, Weismann, Henking, Korschelt et Heider. Le Polster des Syrphides a tous les caractères d'un épaississement entomicropylaire pouvant être incomplètement perforé, comme la boule plongeante de *Carcelia*, ou la protubérance arrondie de *Lucilia*.

Quelques divergences subsisteraient néanmoins, même après cette unification fondamentale. L'épaississement entomicropylaire de *Carcelia*, p. ex.,

ne précède pas la formation de la première enveloppe de l'œuf, il l'accompagne. D'autre part il se constitue parfois au-dessous du micropyle une masse condensée, plus ou moins correctement individualisée, n'ayant rien de commun avec les enveloppes; tel est l'épaississement ovoplasmique imperforé de *Compsilura*, dont l'existence paraît très contingente et seulement temporaire.

Le rôle attribué par Gross aux prolongements de la masse protoplasmique existant au-dessus du Polster est calqué sur la célèbre théorie des « Porenkanälen » de Leydig, déjà appliquée au micropyle par Korschelt; cette théorie est commode autant que bien fondée quand il s'agit d'expliquer la formation de parois chitineuses autour d'une cellule chitinogène préexistante (c'est le cas des perforations alvéolaires chez *Gymnosoma*); on comprend moins bien des prolongements de substance protoplasmique ordinaire perforant une masse même molle préformée au-dessous d'eux.

Mais en somme, les points de contact entre les Syrphides et les Muscides sont trop nombreux pour que de nouvelles recherches dans les deux groupes n'aboutissent pas à établir une coïncidence plus exacte et plus complète que celle qu'on peut dès maintenant affirmer.

D. Entrée des spermies.

a. Données de l'observation directe sur le phénomène.

La rencontre de spermies pendantes au micropyle équivaut à une vérification expérimentale du rôle de l'organe. A ce titre elle avait pour la biologie générale une importance exceptionnelle qui ne pouvait échapper à Meissner (54), quand il la fit pour la première fois sur *Musca vomitoria*, et l'on comprend encore aujourd'hui le saisissement visible avec lequel il en a rendu compte (op. cit., p. 275). Après lui, Leuckart (55), Leydig (67), Henking (88) ont fait des observations analogues chez la même espèce ou chez d'autres Muscides, et, bien que d'autres groupes d'Hexapodes aient permis aussi de constater plus ou moins directement la pénétration de la cellule mâle, celui-ci demeure un des plus favorables pour l'étude du phénomène.

Les fig. **17**, **19**, **21**, **22**, **23**, **25** du présent travail, très pareilles pour le fond à celles qu'on trouve dans les mémoires des auteurs cités, donnent une

idée de l'état de choses qui se présente fréquemment, chez les œufs des espèces larvipares ou ovilarvipares, quand on les extrait de l'utérus incubateur : des filaments spermiens pendent de l'ectomicropyle, tantôt par l'intermédiaire du conducteur, tantôt directement, d'où des aspects assez divers chez une même espèce.

Il n'est pas rare que les filaments forment suivant l'axe du conducteur un écheveau crépu, paraissant noyé dans une substance gélatinoïde, FIG. **22**, *sp (Vibrissina)*. La même chose a été vue par LEUCKART (55) chez les pupipares. La définition optique des détails, dans ces images, peut être très correcte, grâce aux conditions favorables de transparence et de réfrangibilité relative de la substance du conducteur. Or, parmi les œufs dont le conducteur est ainsi envahi, il y en a d'autres chez lesquels il ne laisse voir axialement qu'une sorte de sillage irrégulier : est-ce un canal de formation primitive, dont l'existence confirmerait alors l'interprétation assez douteuse des apparences signalées d'après les coupes; est-ce simplement un tunnel pratiqué par des spermies qui ont pénétré plus avant? Dans cette dernière hypothèse il faudrait admettre que les digestions locales grâce auxquelles se fait la progression ne permettent pas, au moins toujours, l'homogénéisation ultérieure de la masse traversée.

Souvent les spermies forment un amas plus ou moins riche, d'aspect désordonné, faisant directement saillie de l'orifice du micropyle, sans qu'on puisse reconnaître de conducteur, FIG. **17**, **19**, **23**, **25**, soit que la disparition de cet appendice doive être imputée à un accident mécanique, soit qu'il se soit résorbé sur place.

Un cas limite est celui où l'amas est réduit à un filament, FIG. **21**.

b. Discussion de ces données; polyspermie.

Les images sont de nature à évoquer l'idée d'un phénomène essentiellement fugitif qui serait pris sur le fait : volontiers, quand on les rencontre pour la première fois, on se féliciterait d'arriver au bon moment. En réalité on n'a devant soi qu'un état figé, se présentant identiquement le même depuis le passage de l'œuf sous le débouché des conduits spermathécaux jusqu'à l'époque où la larve, déjà bien visible sous la coque, est près de sortir *(Fausta radicum)*. Les queues spermiennes dont il s'agit — les têtes échappent à l'observation — n'ondulent pas en général, même dans l'eau

salée, qui n'arrête pas les mouvements des spermies libres. On les observe toutefois avec la même correction de forme et la même homogénéité de structure sur des œufs pris dans la région proximale de l'utérus incubateur, sous l'appareil spermathécal, et sur ceux de la région distale. On les voit même sur des œufs extraits de mouches mortes et après traitement des organes par des réactifs peu délicats.

Ces circonstances montrent que les amas ne sont pas nécessairement formés de spermies en voie de pénétration. Il s'agit de flagelles caudaux appartenant, suivant les cas, à des spermies dont la condition actuelle peut être très diverse.

Il se peut tout d'abord, si l'observation est faite très peu de temps après le passage de l'œuf sous les spermathèques, que la tête et le tronçon proximal du filament caudal soient déjà parvenus dans l'œuf, mais demeurent toutefois en continuité avec le segment distal extérieur. Ce fut le cas, semble-t-il, dans l'observation de MEISSNER. Si l'on provoque dans de telles conditions la plasmolyse de l'œuf, la partie déjà immergée dans l'ovoplasme pourra être entraînée dans le retrait général, tandis que le segment distal sera plus ou moins rectifié et tendu, comme l'indique la FIG. **19** (1).

(1) Cette figure est la reproduction d'un simple croquis fait au moment de l'observation, où l'on a cherché à relever aussi exactement que possible les points essentiels, mais qui rend mal l'impression de profondeur donnée par la manœuvre de la vis micrométrique. Le filament spermien était nettement caractérisé comme tel. La tête disparaissait dans les parties profondes de l'ovoplasme, tandis que la queue, après avoir rampé quelque temps sous la membrane vitelline, devenait libre dans le liquide plasmolysant où, après un trajet rectiligne, indice manifeste de la traction subie, elle décrivait une boucle et allait finalement se perdre dans le paquet micropylaire.

Cette image est, pour les traits essentiels, celle qu'on doit rencontrer, au moins quelquefois, à la seule condition que l'œuf soit examiné au moment convenable, s'il est vrai que les spermies pénètrent *en nature*. Ce dernier point, auquel il faudrait aujourd'hui s'excuser de s'arrêter, était nié par LEYDIG, qui pourtant connaissait fort bien les amoncellements micropylaires sur lesquels nous raisonnons ici, puisqu'il en a dessiné un bel exemple d'après l'œuf de *Tachina (Echinomyia) fera* (67, fig. 15, *b*; on peut noter en passant que cette figure se rapporte à un stade avancé du développement embryonnaire, ainsi qu'on doit le déduire de l'état pneumatisé de l'appareil respiratoire). Le célèbre histologiste croyait que les spermies parviennent tout au plus contre la membrane vitelline et tirait un argument en faveur de son opinion du fait que jamais il n'avait vu ces éléments être entraînés par la masse de l'ovoplasme, dans les cas de rétraction (op. cit., p. 33) Évidemment les recherches de LEYDIG dans cette direction n'avaient pas été suffisamment poursuivies; d'ailleurs un résultat négatif n'aurait pu prévaloir, même à son époque, contre les faits contraires observés et décrits avec toute la précision désirable par MEISSNER.

Il n'est pas hors de propos de rappeler que les idées professées par LEYDIG, au sujet de l'imprégnation de l'œuf, ne s'écartaient pas de l'objectivité seulement quand il s'agissait de fixer le sort des spermies parvenues contre la membrane vitelline, elles s'en éloignaient encore dans la définition de la voie qui devait les conduire là. A ses yeux, les larges orifices micropylaires qu'il appelait

Il se peut en second lieu qu'une mutilation soit intervenue, que le flagellum terminal ait été abandonné au micropyle, tandis que la partie antérieure de l'élément pénétrait dans l'œuf et s'y transformait. HENKING (92) a pu constater que chez une fourmi, *Lasius niger*, il survient effectivement une amputation de ce genre.

Il se peut enfin que les filaments observés appartiennent à des spermies dont aucune partie n'a franchi l'appareil micropylaire, ou dont la tête s'est arrêtée dans la zone superficielle de l'ovoplasme, éléments échoués qui finiront par dégénérer sur place, mais qui peuvent se maintenir longtemps dans un état d'intégrité apparente; tout porte à croire en effet que, dans ces espèces comme chez d'autres, le flagellum caudal de la spermie est doué, vis-à-vis des agents d'altération, d'une force de résistance qui contraste avec la grande vulnérabilité de la tête et plus encore avec celle de la spermatide (J. PANTEL et R. DE SINÉTY, 06, p. 92).

L'existence de spermies échouées doit être tenue pour un fait établi par l'observation, si l'on compare la richesse souvent considérable des amas de filaments présents au micropyle avec le nombre toujours réduit des pénétrations effectives. L'exploration méthodique de l'ovoplasme n'a pas été faite, pour les espèces ici étudiées, mais il n'y a aucune raison de supposer qu'elle dût fournir des résultats bien différents de ceux trouvés par HENKING (92) pour d'autres; or, cet observateur, à qui l'on doit les données les plus précises que l'on possède sur la polyspermie accidentelle des Hexapodes, n'a trouvé en général, dans les parties profondes de l'ovocyte, que trois noyaux mâles identifiables; la plupart des spermies surnuméraires dégénèrent dans la zone superficielle de l'ovoplasme, si tant est qu'elles soient parvenues à franchir le micropyle (op. cit., p. 189).

---

micropyles simples étaient peut-être avant tout des portes d'introduction de matériaux nutritifs destinés à l'embryon, ainsi qu'il a été constaté par LEUCKART chez les Pupipares; ils ne servaient que douteusement aux spermies pour arriver contre la membrane vitelline. Sans entreprendre la discussion directe d'un point qui n'aurait plus d'intérêt aujourd'hui, si les erreurs mêmes d'un observateur aussi avisé que LEYDIG pouvaient ne pas dissimuler une part de vérité toujours bonne à dégager, notons seulement deux choses :

1° Aucune des espèces étudiées dans le présent travail ne permettrait d'appuyer l'hypothèse d'une introduction de matériel alimentaire par l'ectomicropyle;

2° S'il s'agit de l'entomicropyle, il est très vrai que chez certaines espèces, telle *Apis*, il n'est jamais aussi libre ni aussi large qu'à l'époque de la résorption rapide des nourricières; il serait difficile d'imaginer que dans ces conditions il ne serve pas au passage des matériaux en voie de descente; d'ailleurs, ce n'est là que la continuation du rôle joué auparavant par l'isthme ovoplasmique dont l'orifice actuel paraît occuper la place.

Est-il possible de rapporter à des déterminants assignables l'arrêt survenu à un moment donné dans la progression de certaines spermies? A défaut d'une réponse catégorique à cette importante question de biologie, voici quelques remarques tendant à la délimiter en la précisant.

Une solution peut être cherchée du côté de la spermie comme telle. L'étude de l'appareil micropylaire envisagé dans son ensemble laisse cette impression générale que l'accès aux régions profondes de l'ovoplasme est loin d'être libre. Pour arriver au voisinage de la vésicule germinative, une spermie doit effectuer un véritable travail de mine à travers des milieux hétérogènes de résistance variable, se rattachant suivant les cas au conducteur, à la zone interne du chorion, aux formations entomicropylaires et à l'œuf lui-même. Les difficultés à surmonter dépendent pour une part de la trajectoire suivie individuellement par chaque spermie. Et l'on conçoit sans peine que certains de ces éléments, moins vigoureux ou moins bien aiguillés que d'autres, aient épuisé leur réserve de forces avant d'avoir atteint le but. Mais si cette cause d'échec n'est pas totalement négligeable, elle ne saurait guère être acceptée que comme cause partielle et probablement très secondaire; l'inégalité qu'elle peut introduire dans le sort définitif des éléments paraît disproportionnée à la constance relative des résultats d'observation.

Si l'on cherche du côté de l'œuf, l'existence de la polyspermie, que tout porte à croire au moins aussi fréquente ici que dans tout autre groupe, suffirait déjà à faire supposer, et l'observation directe confirme l'absence d'un dispositif morphologique approprié, apparaissant subitement, comme chez d'autres animaux, aussitôt entrée la spermie privilégiée, pour protéger l'œuf contre les spermies surnuméraires. Par contre, rien n'empêche de supposer qu'à la suite d'une modification déterminée par la présence de l'élément bon premier, déjà copulé avec le pronucléus femelle ou en préparation pour cet acte, l'attraction caryotactique exercée jusque là sur les têtes des autres spermies est venue à cesser, et que celles-ci se trouvent mises par là dans un état équivalent à l'inhibition.

Il faut rappeler ici que Rückert (99), amené à s'occuper du phénomène à propos des Sélaciens, chez lesquels la polyspermie est non seulement physiologique, comme chez les Hexapodes, mais encore normale [1],

[1] D'après l'ensemble des données recueillies, la polyspermie des Hexapodes serait physiologique, mais accidentelle. Dans un travail récent, Morril (10) admet toutefois que chez les Coréides elle est « undoubtedly normal ».

a cru pouvoir localiser dans la sphère spermienne le point de départ des attractions qui amènent les pronucléi à se copuler, et des répulsions qui tiennent à l'écart les spermies surnuméraires. Son hypothèse fondamentale est que le pronucléus mâle pourvu de sa sphère est positivement caryotactique pour le pronucléus femelle qui a perdu la sienne, et négativement caryotactique vis-à-vis des autres noyaux spermiens, les sphères *se repoussant mutuellement* (1).

L'idée est séduisante par sa simplicité même et par l'aisance avec laquelle elle semble rendre compte des faits, directement du fait de la copulation des pronucléi et de la protection du noyau de segmentation contre l'immixtion des noyaux surnuméraires (2), indirectement du fait antécédent de la disparition de la sphère dans la cellule femelle. Elle ne va pas pourtant sans entraîner de sérieuses difficultés. Si on applique l'hypothèse à la sphère telle qu'elle existe dans la spermie mûre, mais non encore modifiée, on comprendra mal que des éléments porteurs d'organites répulsifs entre eux puissent s'accumuler côte à côte dans l'appareil micropylaire, plus mal encore qu'ils aient pu se grouper dans la gonade mâle, suivant une tendance très générale, en faisceaux parallèles où toutes les têtes sembleraient bien plutôt orientées sous l'influence d'attractions mutuelles (3). Si on la restreint, de manière à ne faire intervenir les actions sphériennes qu'au moment où, la spermie privilégiée étant transformée en pronucléus, sa sphère peut être considérée comme douée de tactismes nouveaux, on s'expliquerait bien la mise en arrêt des pronucléi surnuméraires, qui sont porteurs d'une sphère modifiée dans le même sens, mais non celle des spermies non modifiées, qui demeurent à la porte de l'œuf.

(1) Dans une note postérieure, Rückert (10) revient sur la polyspermie des Arthropodes et, rappelant les faits intéressants constatés par Montgomery (07) chez une araignée [*Pheridium* (*sic*, pour *Theridium*)], il en prend occasion pour insister sur son idée : « Auch hier sprechen die Verhältnisse für eine Abstossung der Spermakerne durch ihre Sphären » (op. cit., p. 172).

(2) C'est cette protection, compatible avec la présence éventuelle de noyaux mâles surnuméraires, qui constitue la polyspermie dite *physiologique*. Lorsqu'elle fléchit par suite d'une circonstance anormale, les noyaux surnuméraires interviennent avec le noyau de segmentation pour constituer une figure cinétique atypique, point de départ des autres anomalies qui caractérisent la polyspermie *pathologique*.

(3) Sans parler des *spermatosyzygies* et des *spermatozeugmes* (Ballowitz) si répandus dans les divers groupes d'Hexapodes, les manipules spermiens formés tardivement, chez les dermaptères, par la pénétration côte à côte des têtes dans un nucléole cystique (question à traiter ultérieurement), paraissent difficiles à concilier avec l'existence actuelle de répulsions intersphériennes.

Les amas spermiens présents au micropyle renseignent encore par voie indirecte sur le peu d'importance de la polyspermie chez les Hexapodes. Bien que le nombre de leurs unités constituantes ne suffise pas en soi pour définir celui des pénétrations effectives, il est très vraisemblable que celui-ci augmente avec celui-là, toutes choses égales d'ailleurs et jusqu'à concurrence d'une certaine limite. Or, la richesse des amas, dans un même utérus incubateur, varie considérablement d'un œuf à l'autre. Des apparences aussi variables, dans une circonstance qu'on ne saurait considérer que comme liée à la polyspermie, montrent que celle-ci est également variable et donc accessoire. Il n'y a aucune circonstance anatomique ou physiologique qui l'écarte nécessairement, comme il n'y en a aucune qui l'assure. Aussi les observateurs qui se sont attachés à suivre le sort définitif des spermies surnuméraires, dans les cas où elles parviennent à franchir le micropyle, ont-ils trouvé qu'elles disparaissent un peu plus tôt ou un peu plus tard, sans avoir influencé d'une manière sensible les processus du développement [Henking (92), Voeltzkow (89)].

Quelques circonstances de détail ont été signalées qui tendent à faire considérer la polyspermie en général comme physiologiquement utile. Korschelt et Heider (03) se demandent si les noyaux provenant des spermies surnuméraires ne faciliteraient pas l'utilisation du vitellus, en y déterminant un crevassement, comme cela paraît être le cas chez les Sélaciens. Bonnevie (07) pense que ces noyaux introduisent dans l'œuf un quantum supplémentaire de chromatine somatique (appareil chromidien de R. Hertwig et R. Goldschmidt), lequel régulariserait le chimisme de la cellule en établissant, après les troubles résultant d'un développement exagéré du soma, les rapports naturels entre ce dernier et le noyau. Tout cela peut être vrai pour une espèce donnée (Bonnevie n'applique ses conclusions qu'aux Bryozoaires étudiés par elle); chez les Hexapodes la polyspermie demeure un phénomène exceptionnel, et son utilité, si elle est réelle, doit être peu marquée et susceptible de suppléance.

Chapitre IV.

Dispositifs respiratoires dans le chorion.

A. Considérations générales.

a. Chorion en tant que porteur du système respiratoire de l'embryon.

La coque de l'œuf étant pour l'embryon une barrière qui l'isole du monde extérieur, en même temps qu'un intermédiaire par lequel il demeure en rapport avec lui, et très particulièrement en rapport d'échanges respiratoires, il faut s'attendre à trouver dans sa structure une tendance à satisfaire, au moyen d'ingénieuses combinaisons structurales, deux exigences en soi opposées : une rigidité capable d'assurer la protection, une perméabilité suffisante pour garantir la communication avec le milieu.

La perméabilité aux liquides aérés, pour les cas où l'œuf baigne dans les humeurs de l'organisme maternel, sa perméabilité aux gaz en nature, pour ceux où il est exposé à l'air, doit être considérée comme un attribut banal du chorion, lié à sa structure fine. Les minuscules cavités dont cette enveloppe est creusée le plus ordinairement, les interstices réguliers ou irréguliers, fins ou grossiers qui règnent entre les travées de chorionine dont sa trame est constituée, en font une cloison poreuse à travers laquelle l'embryon peut échanger avec le milieu. Les échanges peuvent se faire par un point quelconque, comme ils se font par un point quelconque du tégument chez les organismes à fonction respiratoire diffuse, non différenciée. C'est, pour le chorion envisagé en tant que porteur du système respiratoire de l'embryon, la manière d'être la plus simple, celle réalisée dans beaucoup d'œufs à coque très fine, sensiblement homogène [1] ou relativement épaisse, mais lâchement structurée. On ne s'occupera pas spécialement de cette forme diffuse du système respiratoire.

Dès que les échanges sont menacés d'insuffisance, parce que la cloison

[1] S'il s'agit d'enveloppes strictement homogènes, la perméabilité doit toujours s'y maintenir, seulement il faut concevoir alors qu'il s'agit de perméabilité moléculaire au lieu de perméabilité particulaire ou massive. Ces deux sortes de perméabilité se combinent d'ailleurs et se succèdent dans la plupart des cas; presque toujours les espaces intrachoriaux sont séparés soit de l'extérieur, soit de l'embryon, par des pellicules de substance homogène.

devient trop épaisse ou prend une structure trop serrée, ou pour d'autres causes encore qui paraissent liées aux besoins spéciaux du développement embryonnaire (telle la mise hors fonction de toute une région choriale affectée à la fixation), la respiration se localise en prenant sur certains points une importance compensatrice plus grande : il apparaît de véritables organes respiratoires différenciés. C'est l'équivalent du passage de la respiration cutanée à la respiration par des organes propres.

Les organes propres représentent ici une portion limitée du chorion modifiée dans le sens d'une plus grande perméabilité. Ils sont très diversifiés dans leur forme comme dans leur situation.

b. Pneumatisation des dispositifs respiratoires dans les œufs à développement extra-utérin.

Quelle que soit leur forme particulière, les dispositifs respiratoires de l'œuf peuvent être ramenés à un système creux, comparable au système trachéen d'une larve développée en milieu liquide. De part et d'autre il s'agit d'un ensemble de cavités occupées tout d'abord par le liquide aéré dans lequel elles se sont différenciées, ou qui s'y est introduit au moment de leur formation, et qui sont envahies à un moment donné par l'air gazeux. Durant la première phase elles ne sauraient servir qu'aux échanges de gaz dissous, c'est-à-dire à la respiration aquatique, durant la seconde elles servent aux échanges de gaz en nature.

Cette substitution des liquides intracavitaires par des gaz, substitution que l'on peut pour plus de rapidité désigner sous le nom de pneumatisation de l'appareil respiratoire, ne marque pas proprement le passage de l'état non fonctionnel à l'état fonctionnel, la respiration n'ayant jamais été suspendue, mais un changement dans l'allure de cette grande fonction, un accroissement d'activité déterminé par les conditions actuelles du chimisme nutritif de l'embryon ou de la larve [1].

Lorsque l'œuf est expulsé aussitôt après son passage sous les spermathèques, la pneumatisation du chorion peut se ramener en très gros, et en ne tenant compte que du phénomène initial, à un départ d'eau par évapo-

[1] Assez communément l'idée de respiration est restreinte aux échanges de gaz en nature, et dans ce cas pneumatisation devient synonyme de passage à l'état fonctionnel; c'est dans ce sens moins rigoureux qu'il faut entendre quelques expressions employées dans le mémoire précédent.

ration ménagée. Les petites cavités intrachoriales, aussi bien celles qui sont disposées en organe nettement différencié que celles du fond banal, s'ouvrent directement dans l'air extérieur, ou ne sont obturées que par une pellicule homogène moléculairement perméable. Dans l'un et l'autre cas un départ d'eau et une introduction correspondante d'air gazeux paraissent inévitables. L'introduction de l'air devient manifeste à l'œil dans certains œufs, grâce à un changement d'éclat qui survient presque instantanément (observations faites sur les œufs d'un *Ephippigera* amené à pondre dans l'air).

c. Pneumatisation dans les œufs à développement intra-utérin.

Chez les espèces larvipares ou ovilarvipares, les œufs séjournant dans l'utérus incubateur, le développement embryonnaire s'effectue au sein d'un liquide probablement très complexe [1], en tout cas bien aéré, ainsi qu'on peut le conclure de l'extrême abondance de trachées qui se distribuent aux parois de l'organe maternel. Tant que l'embryon consomme peu d'oxygène, il se comporte à la manière d'une cellule profonde ou d'un organisme non desservi directement par des organes distributeurs d'air en nature : sa respiration conserve le type aquatique. Longtemps avant l'éclosion, quand les échanges deviennent plus actifs, un changement de teinte immédiatement perceptible à l'œil, et dû à la pneumatisation de certaines parties du chorion, annonce la substitution de la respiration aérienne à la respiration aquatique.

α. *Mécanisme de cette substitution.* — Le phénomène est fort curieux en soi, mais difficile à analyser. Il est évidemment comparable à la première pénétration de l'air gazeux dans de jeunes trachées, et une même explication vaudrait pour les deux phénomènes.

Malheureusement, la pneumatisation des trachées est mal connue. Weismann (63) s'y est arrêté assez longuement à propos des Muscides, cherchant à l'expliquer principalement par l'imperméabilité de la cuticule trachéenne pour les liquides; accessoirement il fait intervenir une résorption

[1] L'œuf descend de l'ovaire le chorion imbibé du liquide enchylemmatique dont il s'est chargé pendant sa formation et trouve dans l'utérus un liquide complexe où ne peut manquer de prédominer le plasma hémolymphatique.

du liquide originel qui serait localisée à l'extrémité des trachées, et aussi une action mécanique adjuvante qui pourrait être due aux mouvements de la larve, mais il n'insiste pas sur cette dernière circonstance, laquelle, d'ailleurs, ne saurait être en cause quand il s'agit d'un embryon immobile. Son idée fondamentale est que, le volume total des lumina trachéens augmentant successivement, tant à cause de la formation de nouvelles trachées que par suite de l'élargissement des anciennes, cette augmentation doit déterminer une aspiration, tout d'abord et tant que la cuticule trachéenne demeure perméable, sur le liquide de la cavité générale, ensuite, quand la cuticule est devenue imperméable, sur l'air extérieur, ou même sur celui du liquide ambiant, si la larve est immergée.

Une telle manière de comprendre les choses soulève tout de suite deux difficultés graves.

1° C'est à tort que l'accroissement en longueur et en largeur de l'arbre trachéen est comparé à celui qui résulterait d'une extension de parois préexistantes; il se fait en réalité par une néoformation de parois cuticulaires en avant et autour des anciennes, qui enclosent un liquide déjà présent. S'agit-il de la formation d'une trachée nouvelle, les observations sur le vivant *(Thrixion)* montrent que son lumen commence à se dessiner sous la forme d'un filet liquide, dans l'axe du cordon cellulaire matriciel. S'agit-il de l'accroissement en largeur d'une trachée préexistante, il a lieu à l'époque d'une mue, par néoformation d'une trachée extérieure enveloppante, qui débute par l'apparition autour de l'ancienne d'une enveloppe liquide. Dans les deux cas le liquide dont il s'agit apparaît comme une sorte de transsudat qui repousse forcément les cellules matricielles d'où il provient; ce n'est qu'ultérieurement qu'une couche cuticulaire s'organise en dehors. La formation sur place de cette cuticule ne saurait évidemment produire aucun changement dans les conditions hydrostatiques du contenu trachéen.

2° Admettrait-on un mode d'accroissement des trachées capable de produire une diminution de pression intérieure, et par suite une aspiration, on expliquerait bien par là un appel de liquide, mais non un appel d'air gazeux. Weismann a raison, sans doute, d'admettre que le liquide intratrachéen originel est résorbé, mais cette résorption prise en elle-même, sans en préciser les conditions, explique seulement qu'il y ait aspiration, nullement qu'il y ait aspiration d'air en nature.

Il semble qu'on serrerait de plus près la vérité en faisant intervenir, en même temps que la résorption du liquide originel, d'où doit résulter une

aspiration, le chimisme respiratoire qui tend à altérer la concentration des gaz dissous, et en supposant aux deux processus une vitesse convenable. Ce dernier facteur, auquel WEISMANN ne paraît pas s'être arrêté, semble nécessaire et suffisant pour modifier dans le sens indiqué par l'observation l'allure extérieure des phénomènes.

Raisonnons sur l'oxygène. Si la consommation de ce corps devient à un moment donné suffisamment active, la pression propre exercée sur l'oxygène dissous dans le liquide aspiré sera comme subitement annulée, le gaz se dégagera trop rapidement pour se diffuser de couche en couche par voie de dissolution et apparaîtra par suite à l'état gazeux. Et ainsi la pneumatisation, qui est appelée à satisfaire aux exigences d'une respiration plus active, aurait pour point de départ une plus grande dépense, par les cellules, d'oxygène dissous.

Des considérations analogues sont applicables à CO^2, en remarquant qu'il s'agit alors de gaz dégagé par les cellules respirantes, non de gaz absorbé.

Une première atmosphère intérieure ainsi formée, on peut concevoir qu'elle s'accroisse par la continuation des mêmes processus jusqu'à la pneumatisation complète du système respiratoire. Cette pneumatisation est d'ailleurs successive et proportionnée aux besoins de l'embryon, comme on peut s'en rendre compte sur des œufs tels que ceux d'*Echinomyia*, où elle est rendue visible par un changement très net de la teinte générale.

Inutile d'ajouter que ces remarques peuvent bien arrêter l'attention sur une cause ou un groupe de causes en jeu dans le phénomène, mais non expliquer le phénomène pris au complet. Celui-ci se passe, il est vrai, dans des parties extérieures au corps de l'œuf ou de la larve et donc inertes, seulement il ne s'y accomplit que dépendamment de tout un fonctionnement interne inaccessible à l'analyse.

β. *Circonstances concomitantes.* — 1. Chez les espèces du groupe II (PANTEL, 10), dont les femelles pondent sur les aliments de l'hôte des œufs à développement embryonnaire déjà avancé, destinés à être avalés pour ensuite éclore dans l'intestin, la pneumatisation intra-utérine s'accompagne d'un changement de teinte fort remarquable.

Dans un premier sous-groupe, qui, dans le matériel exploré, comprend le plus grand nombre des espèces, l'œuf devient successivement brun et noir en dessus et sur les côtés, tandis que la face ventrale, par laquelle

il doit être collé, demeure blanche. En l'écrasant dans une goutte d'eau, sous le couvre-objet, on peût constater que les parties sombres de la coquille contiennent de l'air gazeux.

On se trouve ici en présence d'un phénomène immédiatement comparable au brunissement que subissent, dans quelques cas bien connus, les formations chitineuses, notamment à celui d'un puparium de mouche ou d'une cuticule pathologique. Or, tout porte à croire que là il s'agit d'un phénomène d'oxydation pouvant s'accomplir à la rigueur aux dépens d'oxygène dissous, mais ne prenant son allure régulière que dans l'oxygène gazeux; il est très naturel de supposer que le virage au sombre, dans le cas d'une coquille devenue aérifère, est un phénomène parallèle, et dès lors ce virage devient une élégante démonstration chimique de la pneumatisation (¹). L'hypothèse est confirmée par le fait que lorsque l'œuf vieillit sans se pneumatiser il ne brunit pas : les œufs à germe mort, présents quelquefois en grand nombre dans le contenu de l'utérus incubateur, demeurent blancs.

Il n'est pas inutile de remarquer en passant que ces faits apportent un argument de plus en faveur de la parenté entre la chorionine et la chitine, entre les cellules choriogènes de l'appareil femelle et les cellules chitinogènes tégumentaires.

Dans tout le sous-groupe ayant pour type *Frontina læta*, l'œuf ne brunit pas, après la pneumatisation, mais il prend une belle teinte gris ardoisé. Phénomène évidemment à expliquer d'une manière semblable, en supposant un chromogène légèrement différent, et permettant de soupçonner par analogie que, dans le cas des productions chitineuses proprement dites, des teintes autres que le brun ou le noir pourront être dues à des processus d'oxydation.

2. Chez les espèces larvipares ou ovilarvipares à chorion très mince et flexible (groupes IV et V principalement), l'œuf pneumatisé montre des plages diversement teintées : noires, brunes, bleues..., mais cette coloration n'a rien de commun avec celle du groupe II. La chorionine, ici, demeure elle-même incolore, c'est la mince couche d'air emprisonnée entre les deux limitantes du chorion qui donne lieu à des phénomènes de diffraction, va-

(¹) On sait que MIRANDE (05) a trouvé dans les cuticules un corps réducteur dont la présence est certainement liée aux phénomènes d'oxydation qui accompagnent le brunissement. Il est extrêmement probable qu'il existe de même dans le chorion un chromogène, qui s'oxyderait sous l'influence d'une oxydase élaborée en même temps que la chorionine par l'épithélium choriogène

riables avec les conditions d'épaisseur et d'éclairage. Il suffit d'éliminer cette couche gazeuse en plongeant le chorion dans l'alcool pour voir reparaître partout la teinte blanchâtre ou jaunâtre des œufs jeunes. Au lieu de se manifester chimiquement, la pneumatisation se révèle ici par de simples phénomènes physiques.

Malgré cette simplification, une circonstance particulière donne de l'intérêt au phénomène. Tandis que, dans les espèces du groupe II, c'est toute la région appelée à être exposée à l'air, après la ponte, qui devient sombre, dans celles dont il s'agit ici la pneumatisation découpe dans le fond général des plages de forme et de situation à peu près constantes pour une même espèce, très variables d'une espèce à l'autre, qui auront la signification d'un appareil respiratoire adapté aux échanges de gaz en nature; on peut, en conservant un terme employé par LEUCKART (55) à propos des hémiptères, désigner ces parties par le nom d'*appareil pneumatique* (¹).

Circonstance digne de remarque, l'œuf examiné jeune, au moment de sa chute dans l'utérus, peut ne présenter sur tout son pourtour qu'une structure uniforme, la structure des coques minces décrite au chapitre I; comment comprendre alors que l'air envahisse certaines parties à l'exclusion des autres, de façon à faire apparaître un appareil pneumatique dont les limites ne seraient pas assignables anatomiquement? C'est ici le cas d'insister sur le rapprochement entre l'ensemble des petites cavités intrachoriales et l'arbre trachéen. Dans celui-ci, le diamètre des canaux diminue à mesure qu'on s'éloigne de l'origine et la pneumatisation s'arrête, du moins chez la larve et tant que la respiration n'est pas très active, dès que le calibre atteint une certaine limite inférieure. Les choses doivent se passer de même dans le chorion, pour peu que les cavités intrachoriales ne présentent pas partout les mêmes dimensions, ou que les soustractions d'oxygène par l'embryon n'aient pas partout la même importance.

Il suffira donc que le chorion, sans présenter de région à région des différences dans le type de structure, en offre même de très légères dans la grandeur des détails structuraux pour que la pneumatisation n'y soit pas uniforme. Or, il semble bien que de telles différences existent, même dans les cas où une première observation inclinerait à les mettre en doute. La FIG. **42**, relative à *Cyrtophlebia ruricola*, en montre d'assez sensibles, qui

(¹) C'est par erreur que dans le mémoire précédent (PANTEL, 10) l'introduction de ce terme est attribuée à LEYDIG.

correspondent à ces conditions. On y voit à gauche et en bas comment se présentent les petits espaces intrachoriaux lorsqu'ils sont pneumatisés, à droite en haut l'aspect des espaces correspondants pleins de liquide. La différence est imputable pour une bonne part aux effets optiques de contraste et d'irradiation, mais elle paraît bien tenir pour une autre part aux dimensions.

Et même quand l'inégalité de détails structuraux ferait défaut, une pneumatisation localisée pourrait encore être conditionnée par les échanges respiratoires de l'embryon. Il n'y a qu'à se rappeler l'inégale densité des éléments anatomiques dans les diverses régions de l'embryon, aux diverses étapes de l'ontogenèse, pour entrevoir que les échanges ne sauraient avoir partout la même allure.

B. Cryptes respiratoires.

Après ces considérations, valables pour tous les dispositifs respiratoires du chorion en général, il reste à examiner plus directement les principaux types que ces dispositifs affectent chez les Entomobies.

Dans les œufs qui sont collés par la mouche sur le corps de l'hôte, la perméabilité générale du chorion a subi une forte diminution, tenant à une double cause : à la mise hors service, du point de vue des échanges respiratoires, de toute la région ventrale par laquelle l'œuf adhère au substratum, et à l'épaississement commandé par la nécessité d'une protection qui doit être maintenue durant toute la durée du développement embryogénique. Une compensation se trouve réalisée dans la différenciation de *cryptes*, les organes respiratoires les mieux caractérisés que l'on rencontre dans le groupe.

Nous entendrons par cryptes des cavités relativement spacieuses, de forme ellipsoïdale, creusées dans l'épaisseur du chorion, où leur présence détermine d'ordinaire une voussure locale. Superficiellement, elles sont le plus souvent fermées par une pellicule dont la structure est plus lâche et d'un autre type que celle du fond général.

Elles sont toujours dorsales.

Il peut n'en exister qu'une, même dans un chorion très épais, et alors elle est remarquablement grande (*Gymnosoma*). Le plus souvent on en

compte un nombre assez élevé et variable, même pour la même espèce, 4-60 ou plus, formant un groupe unique ou deux groupes distincts.

a. Quelques types.

α. *Gymnosoma rotundatum.* — La crypte unique est située presque immédiatement en arrière du micropyle.

De face et en vue superficielle, elle se présente comme une grande rosace modérément marquée, FIG. 35, dont le plus grand diamètre, dirigé transversalement et un peu obliquement, mesure 105 μ environ, le diamètre longitudinal ne dépassant pas beaucoup 60 μ. Elle se détache sur un fond uniformément et finement pointillé, qui ne montre qu'un peu plus loin (au-delà des limites du fragment de coquille reproduit) un beau carrelage hexagonal. Le diamètre transversal de la rosace équivaut à peu près à six champs hexagonaux et son diamètre longitudinal à quatre.

Le milieu de la rosace est occupé par un champ très vaste, large de 50 μ, long de 18, de contour assez variable, vaguement ovalaire, et orienté comme l'ensemble; sa surface, qui correspond à un plan un peu inférieur, par rapport à celui des bords, est subdivisée en champs secondaires souvent peu distincts, diversement pointillés (le dessin correspond à une mise au point superficielle, pour laquelle les petites crêtes qui délimitent les aréoles se détachent le mieux, le pointillé disparaissant un peu). La transparence de ce champ médian est notablement plus grande que celle de la zone périphérique et celle-ci diminue graduellement de l'intérieur vers l'extérieur.

Les champs de cette zone périphérique sont sensiblement de même grandeur que les hexagones du carrelage banal, mais irréguliers et souvent incomplètement circonscrits. Leur intérieur ne présente fréquemment que le fin pointillé des coquilles minces; d'autres fois on y voit de gros points, irrégulièrement ou uniformément disséminés.

Les coupes perpendiculaires montrent que le chorion est notablement épaissi, dans la région de la crypte, et qu'il existe sous la rosace une grande cavité ellipsoïdale aplatie de haut en bas, plus rapprochée de la face externe que de la face interne. Sa région moyenne surtout est située très superficiellement; elle n'est recouverte que d'une pellicule mince correspondant au champ central de la rosace. Le plafond est sensiblement lisse, le plancher tend à s'effilocher en éléments à direction générale dressée ou un peu arquée

en dedans; les préparations obtenues sont insuffisantes pour renseigner d'une façon précise sur les détails de cet effilochage, qui paraît d'ailleurs assez variable; elles ne laissent pas de doute en tout cas sur l'existence d'une structure particulièrement lâche à cet endroit.

Les coupes des chambres ovocytaires fournissent quelques renseignements sur le mode de formation.

A un stade où le chorion est très près d'atteindre son épaisseur définitive, la crypte s'y présente comme on a cherché à le rendre dans la FIG. 6, *cr*. C'est une excavation à lèvres minces dans laquelle pénètrent plusieurs cellules choriogènes. L'écartement actuel des lèvres correspond à la longueur du champ central de la rosace définitive. Malgré une forte rétraction générale, dont l'influence se manifeste notamment par la déformation de la cavité de l'œuf, on peut tirer de ces sortes d'images deux conclusions principales :

1° La crypte, chez *Gymnosoma*, est l'œuvre en commun de tout un groupe de cellules choriogènes. Résultat d'accord avec les indications fournies par la rosace superficielle; il est clair, en effet, que le carrelage, ici comme dans les rosaces micropylaires, est un témoin permanent du contour latéral qu'avaient les cellules épithéliales, à l'époque où elles élaboraient les dernières assises du chorion. Ces cellules, au nombre d'une trentaine (évaluation assez grossière), étaient sensiblement de même grandeur que les cellules choriogènes banales, mais l'irrégularité de leurs contours fait entrevoir qu'elles ont dû subir des modifications internes importantes.

2° La crypte proprement dite se forme en deux temps. La grande cavité intérieure débute, après qu'il s'est constitué une couche choriale d'assez grande épaisseur, à la manière d'une sorte de golfe dû à ce qu'un groupe de cellules chorionise moins activement que les cellules environnantes. Plus tard, à un stade qui correspond à peu près à celui de la FIG. 6, les cellules centrales semblent se retirer en dehors, ne laissant au-dessous d'elles qu'un liquide de remplissage, pour s'établir au même niveau que celles de l'enveloppe générale; à partir de là se forme, entre les bords minces des lèvres qui surplombent la cavité, une mince pellicule ouvragée qui représente le champ central de la rosace.

C'est cette mince cloison qui obture, en la protégeant, la cavité de la crypte, tout en la mettant en rapport avec l'air extérieur : en rapport direct peut-être, si elle porte des pertuis ouverts, ou du moins en rapport équivalemment direct, grâce à la perméabilité moléculaire que doit

posséder une pellicule extrêmement délicate, si les petites aréoles secondaires sont tympanisées; les préparations obtenues ne renseignent pas à ce sujet.

β. *Winthemyia 4-pustulata*, FIG. **26**, **27**. — Il s'agit ici de cryptes nombreuses, principalement remarquables par la variabilité de leurs caractères de détail et par le fait qu'elles sont, chacune, l'œuvre individuelle d'une cellule choriogène.

Elles siègent principalement en avant, où elles sont distribuées en une file transversale discontinue, n'ayant rien de symétrique, au nombre de 7 à 18. On peut en trouver un petit nombre d'autres, jusqu'à 5, soit réunies en groupe près du pôle postérieur, soit disséminées çà et là sur la face dorsale.

Tantôt ces cryptes sont très visibles et à détails sculpturaux vigoureux, tantôt elles se distinguent à peine, surtout celles de la région dorsale, et font l'impression d'organes inachevés.

Lorsqu'elles sont bien développées, elles apparaissent de face comme un champ polygonal et isodiamétral à sculpture forte, intercalé entre les champs plus ou moins allongés et finement pointillés du carrelage de fond. Elles peuvent d'autre part être isolées (FIG. **26**, à droite) ou directement juxtaposées, les limites communes étant alors distinctes ou indistinctes (même fig., à gauche).

Le diamètre moyen est de 14-18 μ.

L'image structurale est celle que pourrait donner un semis de gros points irréguliers ou une dentelle à mailles variées. Pour une mise au point superficielle, la région centrale paraît quelquefois vide (les cinq cryptes de la FIG. **26**), d'autres fois grillagée (les deux de la FIG. **27**). En abaissant l'objectif on fait apparaître une image pointillée qui ne diffère pas beaucoup, à la vigueur près, de celle du fond général. En tout cas on remarque fréquemment une ou deux grandes perforations à contour irrégulier, très semblables à des pertuis micropylaires, qui donnent directement accès à la cavité sous-jacente; leur existence est confirmée par les coupes perpendiculaires.

La cavité reproduit, aux dimensions près, les caractères de celle de *Gymnosoma*.

γ. *Meigenia floralis*, FIG. **28-30**. — Les organes respiratoires forment dans la région dorsale postérieure un essaim assez dense, de 27-40 unités,

se présentant de face comme de petites fenêtres claires, arrondies, vigoureusement grillagées, d'un diamètre moyen de 8-13 μ.

Les rapports avec les champs polygonaux du fond général sont tout autres que chez *Winthemyia* : au lieu de s'intercaler entre eux comme des pièces d'un même carrelage et en les écartant plutôt qu'en les déformant, les cryptes ici sont comme découpées à leurs dépens; toutefois il ne s'en est montré que sur les lignes de séparation de deux champs voisins, ou au point de concours de ces lignes.

La sculpture consiste en un réseau de fortes nervures circonscrivant des mailles irrégulières et en apparence vides, véritable crépine qui protégerait la cavité sous-jacente tout en la laissant en rapport avec l'extérieur.

Les coupes perpendiculaires apprennent que cette cavité est un ellipsoïde peu aplati, affleurant presque la surface externe du chorion et y déterminant une saillie assez prononcée. Le fond en est occupé par une touffe de gros filaments tortueux et irréguliers, lâchement dressés les uns contre les autres et constituant un ensemble très perméable de haut en bas. Il existe parfois, contre la mince grille qui ferme la cavité en dehors, un amas spongieux d'excroissances choriales.

Les FIG. **29** et **30** montrent deux stades successifs du développement. Une première indication qui s'en dégage, c'est que ce développement se fait en deux temps, comme dans le cas déjà analysé chez *Gymnosoma* : tout d'abord production de la cavité par arrêt temporaire ou ralentissement du travail choriogène, au-dessous d'une région cytoplasmique déterminée, puis retrait de la masse cytoplasmique et réapparition de l'activité choriogène, cette dernière période correspondant à l'élaboration de la crépine.

On remarquera de plus qu'il n'y a pas de correspondance nécessaire entre une crypte et un noyau épithélial. A prendre ce renseignement rigoureusement et un peu matériellement, il faudrait en conclure que, chez *Meigenia*, une crypte n'est pas, comme chez *Winthemyia*, l'œuvre exclusive d'une cellule, mais l'œuvre en commun de plusieurs cellules qui contribueraient en même temps à former le chorion ordinaire. Pourtant, le cas de *Winthemyia* devant être considéré comme nettement établi, et les cryptes de *Meigenia* reproduisant presque exactement, pour les dimensions et la structure générale, celles de cette espèce, il faudrait des raisons très contraignantes pour leur attribuer une genèse différente. D'ailleurs, le défaut de correspondance entre la crypte et le noyau de sa cellule formatrice

peut bien tenir à ce que les cloisons cellulaires latérales, qui ne se voient malheureusement pas dans les coupes étudiées, sont inclinées.

δ. *Tricholyga major*, FIG. **31-33**. — Les cryptes sont nombreuses et distribuées en un groupe antérieur en forme de croissant irrégulier, comprenant 10-30 unités ou plus, et un groupe postérieur massé sur la ligne médiane, ne comptant que 1-9 unités.

Leur aspect rappelle de très près celui des précédentes. Les mailles de la grille, visibles en mise au point superficielle comme de simples perforations irrégulières, laissent apercevoir, quand on abaisse l'objectif, des détails d'apparence variable qui peuvent donner parfois l'impression de véritables cribles, FIG. **31**, mais susceptibles d'autres fois de s'interpréter comme de gros filaments vus par leur bout. Dans certains cas il existe une large fenêtre centrale, FIG. **32** (cryptes supérieure et inférieure), qui, en mise au point profonde, laisse apercevoir également la grosse végétation du plancher de la cavité.

La FIG. **33** montre suffisamment, sans qu'il soit nécessaire d'y insister, que les caractères de celle-ci sont typiquement les mêmes que chez *Meigenia*. Sur le dessin on n'a pas tenu compte des petites inégalités, ni des apparences de dentelle d'ailleurs très fuyantes et difficiles à rendre que présente la grille obturatrice.

Les rapports avec les éléments polygonaux du carrelage de fond s'éloignent, encore plus que chez *Meigenia*, de l'état de parfaite netteté et de simplicité observé chez *Winthemyia*. Les cryptes, toujours de contour arrondi, se juxtaposent en une rangée unique ou en rangées multiples, immédiatement ou avec interposition d'espaces plus ou moins considérables ayant la structure générale du fond. Les lignes polygonales elles-mêmes cessent d'être visibles au voisinage immédiat des cryptes et entre elles. Plus encore que dans le cas de *Meigenia*, on pourrait être porté à considérer ces organes respiratoires comme formés aux dépens de certaines régions d'un épithélium peut-être syncytial, plutôt qu'aux dépens de cellules individualisées. Mais ce n'est là encore qu'un cas obscur, susceptible d'être interprété au moyen des constatations faites sur *Winthemyia*. Les cryptes seraient bien l'œuvre individuelle de certaines cellules épithéliales, seulement celles-ci, pour conserver leur diamètre et pour arrondir leur contour latéral, auraient imprimé aux cellules banales environnantes des déformations considérables, qui en font de véritables voussoirs et leur permettent de les enchâsser.

La FIG. **34**, relative à *Nemorilla*, montre en coupe deux cryptes voisines très superficielles, chez lesquelles la structure lâche du fond ne se prolonge pas jusqu'à la surface interne du chorion. Il convient de remarquer qu'il s'agit d'une espèce où la structure générale de cette enveloppe est assez lâche, surtout au voisinage des cryptes. Cette dernière circonstance est mieux rendue dans la FIG. **54** *(Ptychomyia)*.

b. Idée synthétique de la constitution et du développement.

D'après les descriptions qui précèdent, les cryptes respiratoires sont des formations qui se différencient dans le chorion dans deux conditions différentes : elles sont l'œuvre commune d'un groupe de cellules juxtaposées et associées harmoniquement, ou l'œuvre individuelle d'une cellule perdue au milieu des épithéliales banales. S'il est remarquable de voir un îlot cellulaire découpé dans un fond uniforme, où rien ne le distinguait en apparence, répondre à des déterminations internes parties peut-être de l'œuf, peut-être et plus probablement de l'organisme maternel, par une orientation très spéciale de son activité spécifique, il l'est plus encore de voir des modifications de ce genre se répéter pour plusieurs cellules disséminées çà et là, et n'occupant pas dans toutes les chambres ovocytaires des places exactement correspondantes.

Le mode d'action de ces cellules formatrices rappelle, pour le fond, celui des cellules formatrices des organes adhésifs et de l'appareil micropylaire; il se ramène à des modalités successives de l'activité fonctionnelle. Trois principales sont à distinguer :

1° Durant tout un temps, les cellules se comportent comme les épithéliales ordinaires; elles élaborent par leur face interne une couche choriale qui est seulement plus lâchement structurée que celle du fond général, les filaments de chorionine s'y montrant par suite plus distincts, sous la forme d'une végétation lichénoïde, qui formera le plancher de la crypte.

2° A un moment donné, ces cellules cessent de chorioniser, tandis que l'épaisseur de la coquille continue de s'accroître autour du petit espace ainsi réservé : c'est la formation de la cavité.

3° Au moment où la coquille est presque entièrement formée, ces mêmes cellules, qui pendant leur période de repos faisaient saillie du côté de l'œuf, se retirent de manière à remonter au niveau général de l'épithé-

lium choriogène et recommencent à chorioniser : c'est l'élaboration de la crépine obturatrice de la crypte, contemporaine de la dernière couche générale.

Les rapports des cellules formatrices avec les choriogènes banales, tels qu'on les déduit des rapports définitifs entre la crépine obturatrice et les champs polygonaux du fond général, donnent lieu à quelques remarques. Le contour latéral d'une cellule cryptogène est toujours plus petit que celui des choriogènes banales et isodiamétral. Il peut être polygonal ou arrondi. Dans le premier cas, la cellule s'intercale simplement entre les autres sans y déterminer de modifications appréciables. Dans le second, elle s'imprime profondément dans deux ou plus de deux éléments voisins qui se rejoignent autour d'elle, et alors la crypte définitive, au lieu de se présenter comme un élément du carrelage polygonal, ayant seulement des dimensions plus petites et portant un autre dessin que les champs ordinaires, apparaît plutôt comme une pièce découpée dans les autres.

c. Cryptes rudimentaires et plages respiratoires.

Comme tant d'autres organes, une crypte respiratoire peut rester rudimentaire, et ce n'est pas là, sans doute, une des particularités les moins intéressantes à relever dans son étude. Il est assez fréquent de rencontrer çà et là, chez des espèces à chorion épais, de petites aréoles à contour plus ou moins vague, à structure mal définie, mais toujours plus lâche que celle des champs ordinaires, que l'on prendrait aisément au premier coup d'œil pour des accidents sans signification. En y regardant de plus près, on reconnaît que ces accidents peuvent offrir tous les termes de passage entre un champ chorial ordinaire et une crypte bien caractérisée. Le travail de spécialisation morphogénique qui conduit à ce dernier organe est donc susceptible de s'arrêter à une simple ébauche.

Les cryptes rudimentaires peuvent exister à l'état de simple exception, chez les espèces ayant d'ailleurs des cryptes parfaitement développées, et comme règle chez d'autres qui n'en ont jamais de telles. Ce dernier cas est réalisé chez *Thrixion* où toutes les cryptes, demeurées rudimentaires, constituent par leur juxtaposition une plage choriale à structure lâche, qui ne peut être considérée que comme une forme d'appareil pneumatique apparenté aux cryptes; on peut le désigner sous le nom de *plage respiratoire*.

Les plages respiratoires ne s'observent pas seulement dans les œufs à chorion très épais du groupe I, où des organes compensateurs sont surtout nécessaires pour assurer la perméabilité, mais aussi dans ceux d'autres groupes, toutes les fois que la coque y prend une épaisseur compromettante pour le régime des échanges, ou que celui-ci est menacé par la mise hors service de la face ventrale, l'œuf devant être collé par cette face, durant la période qui précède de près l'éclosion. C'est ainsi qu'il en existe :

1° Dans le groupe II; de face, elles s'y présentent comme une région mal délimitée du chorion dorsal où, après la pneumatisation, les grosses ponctuations claires dont il a été question au chapitre I, se montrent plus grandes et plus serrées qu'ailleurs; sur les coupes, on reconnaît qu'il y a là des cavités spacieuses, irrégulières, largement ouvertes, creusées dans un département épaissi du chorion, FIG. **36**, *cr*.

2° Dans quelques espèces à chorion mince du groupe V, p. ex. chez *Blepharidea vulgaris;* elles correspondent aussi à une région épaissie du chorion dorsal et sont caractérisées par une structure générale lâche, comportant des communications avec l'extérieur plus largement établies. On peut supposer qu'il s'agit d'espèces ovilarvipares, et que l'œuf est destiné à être collé temporairement, quand l'éclosion est déjà imminente, mais à une époque où la larve respire activement.

C. Autres formes des dispositifs respiratoires.

Les cryptes et les plages respiratoires sont des parties du chorion suffisamment individualisées déjà par leur conformation, dont l'affectation fonctionnelle se signale d'ailleurs par une structure toujours assez différente de celle du fond général et bien visible. D'autres parties, où la structure ne se distingue pas de celle du fond banal, doivent néanmoins être tenues pour des régions choriales spécialement affectées aux échanges gazeux, et peuvent être individualisées grâce à leur pneumatisation au sein des organes maternels. On leur a appliqué plus haut l'appellation d'*appareils pneumatiques*, en restreignant quelque peu le sens du terme général introduit par LEUCKART.

Après ce qui a été dit plus haut du phénomène de la pneumatisation, il ne reste à ajouter ici que peu de choses sur la conformation générale de ces appareils, et sur les aspects principaux qu'ils peuvent offrir.

On les rencontre tout à fait généralement chez les espèces larvipares ou ovilarvipares autres que celles du groupe II.

Quelle qu'en soit l'apparence, ils représentent toujours une portion définie de la dentelle plus ou moins compliquée que forme le système des cavités intra-choriales, et peuvent se ramener à deux types : le réseau et la plage continue.

1. Du type réticulé il a été signalé plusieurs exemples et donné plusieurs figures peu amplifiées dans le mémoire I (FIG. **17**, **19**, **21**, **36**). La FIG. **41** du présent travail reproduit, d'après *Micropalpus pudicus*, un de ces réseaux vu à un grossissement moyen. C'est un polygonage de larges bandes pointillées qui, dans certaines espèces, s'étend à peu près sur toute la surface de l'œuf, et dans d'autres réserve des plages plus ou moins étendues. Les bandes sont tantôt d'une largeur uniforme, tantôt irrégulières. Il n'est pas rare qu'elles s'élargissent aux points de croisement; alors les champs non pneumatisés qu'elles circonscrivent passent de la forme polygonale à la forme arrondie, modification surtout sensible à la partie postérieure de l'œuf, où le réseau finit par former un ensemble continu (1). Au voisinage des plages réservées, les bandes sont brusquement interrompues, et les champs qu'elles commençaient à délimiter demeurent ouverts (2).

L'allure générale de ce polygonage de bandes rappelle de très près celle du polygonage de lignes qui est si visible sur un si grand nombre d'œufs d'insectes, et que l'on attribue à bon droit aux contours latéraux des cellules choriogènes; on doit se demander quels rapports peuvent exister entre les deux. La question ne pourrait être résolue d'après les espèces où le réseau pneumatique est seul visible; mais il en est, comme *Ocnesia sepulcralis*, *Miltogramma Germari*, où les deux sont simultanément distincts et

(1) Cette circonstance, indice d'échanges gazeux particulièrement actifs, est manifestement en rapport avec la présence des stigmates postérieurs de la jeune larve.

(2) Une observation attentive montre que la structure à apparence perliforme s'étend en longueur comme en largeur au-delà des bandes pneumatisées, celles-ci conservant d'ailleurs jusqu'à leurs limites la même régularité et la même densité de détails structuraux. Ces faits seraient difficiles à comprendre dans l'hypothèse où la masse d'air logée dans l'épaisseur du chorion y serait morcelée en sphérules indépendantes : de telles sphérules ne pouvant manquer de présenter entre elles de légères différences de grandeur, se pneumatiseraient à des époques différentes, et l'on verrait les plus grandes se remplir d'air çà et là parmi les plus petites encore aveuglées de liquide. Au contraire, dans l'hypothèse, moins conforme aux apparences directes, mais à laquelle on est conduit par l'ensemble des données, d'une communication latérale de toutes ces masses, la pneumatisation ne doit dépendre que de la hauteur générale du chorion, et le système doit être envahi par l'air comme un arbre trachéen, sans discontinuité, quoique progressivement.

superposés, les lignes fines du carrelage ordinaire courant suivant les milieux des bandes aérifères. Cela revient à dire que, dans la zone marginale des champs polygonaux, les cavités intra-choriales sont légèrement plus spacieuses que dans leur région centrale. C'est d'ailleurs une donnée qui s'accorde avec celles des coupes, où l'on voit parfois une alternance de parties plus épaisses à structure très distincte et de parties plus minces à structure indistincte, FIG. **58**, *c*.

2. Un deuxième type, presque aussi répandu que le précédent, se présente sous la forme de plages continues uniques ou multiples, régulières ou irrégulières, occupant une partie plus ou moins considérable de la surface de l'œuf. Chez un grand nombre de *Tachinidæ* il existe une plage unique, en forme de manchon complet ou interrompu par une bande longitudinale, laissant libres les deux extrémités de l'œuf (mémoire I, FIG. **33**, **39**). Chez beaucoup de *Sarcophagidæ* on trouve plus fréquemment une suite d'îlots irréguliers et ayant de la tendance à se fusionner. D'ailleurs la finesse du chorion est telle, dans ce groupe, que la petite quantité d'air logée dans son épaisseur ne suffit plus pour donner lieu aux apparences macroscopiques signalées plus haut.

D. Données de la littérature sur les dispositifs respiratoires du chorion.

Les résultats exposés dans ce chapitre concernent directement la respiration de l'œuf et de l'embryon chez les mouches à larves entomobies. La question ainsi restreinte a une littérature assez pauvre; il y a un véritable intérêt à en élargir le cadre en tenant compte des données relatives aux dispositifs respiratoires du chorion en général.

a. Données sur l'aptitude du chorion aux échanges respiratoires.

Avant tout il faut rappeler les vues émises par LEUCKART (55), dans son étude fondamentale des enveloppes de l'œuf. L'aptitude du chorion aux échanges de gaz avec l'atmosphère est justement relevée dans ce travail, où l'auteur parle de « Pneumaticität », de « pneumatischer Apparat » pour désigner respectivement l'état aérifère de certaines parties et l'ensemble

formé par les cavités aptes à se remplir d'air (hémiptères). Les échanges gazeux sont même présentés comme la raison d'être des principales particularités structurales du chorion.

On ne peut que reconnaître la justesse de ces idées et la confirmation qu'elles ont reçue des faits observés depuis; il faut dire pourtant que Leuckart semble n'avoir eu en vue que les échanges de gaz en nature. Avant d'être l'intermédiaire de ceux-là, le chorion l'est des gaz dissous, et c'est un problème à part de rechercher pourquoi et comment se fait le passage d'un processus à l'autre.

Des manières de parler analogues à celle de Leuckart reparaissent çà et là dans la littérature.

b. Données relatives à des organes respiratoires différenciés dans le chorion.

Un assez grand nombre de ces organes ont été décrits tout d'abord comme des accessoires choriaux sans signification définie; l'idée de leur rôle respiratoire s'est imposée ensuite quand on a rapproché leur structure des circonstances particulières où l'œuf se trouve placé, durant le temps qui sépare la ponte de l'éclosion. Les uns constituent des appendices ou des reliefs aisés à remarquer macroscopiquement, les autres sont de simples détails de structure fine.

1. *Organes appendiculaires.* — Les plus remarquables et les mieux connus sont les *rayons* de *Ranatra* et de *Nepa*, étudiés en détail par Korschelt (87*a*, 87*b*). Ces appendices comprennent une masse interne de substance spongieuse qui est en continuité avec un » Endochorion « de même structure, lequel est adossé intérieurement à un » Exochorion « à » Porenkanälen «. Le tout est envahi par l'air, ainsi que le prouvent les petites bulles qui s'en dégagent dans les préparations, et fonctionne comme » pneumatischer Raum « de l'œuf. Aussi bien, les œufs de *Ranatra*, que la mère pique dans des matières flottantes de consistance pulpeuse — tiges de plantes aquatiques en décomposition, — ne sont pas totalement enfoncés, l'extrémité des rayons est maintenue en rapport avec l'air.

Gross (00) a interprété les appendices caliciformes décrits par Leuckart chez divers hémiptères comme des appareils d'aération comparables aux rayons de *Nepa* et *Ranatra*.

2. *Gouttière dorsale et ailerons.* — Une forme d'organe chorial nettement différencié dans le sens de la fonction respiratoire et très répandu, chez les diptères, c'est la *gouttière dorsale*, seule ou complétée par les appendices auxquels Réaumur a donné le nom d'*ailerons*.

La gouttière, nous avons eu l'occasion de le voir déjà à propos du micropyle, est une invagination longitudinale du chorion, susceptible d'affecter des allures assez diverses, suivant sa profondeur, sa largeur, la forme de ses lèvres, mais facile en général à identifier. Elle est simple chez les Muscides ovipares à larves créophages *(Calliphora, Lucilia)*. Chez d'autres types, l'œuf porte en avant des appendices de forme et de grandeur variées, que Leuckart (55) rapproche des ailerons décrits par Réaumur (1738) chez *Scatophaga*, toutes ces excroissances étant pour lui des prolongements des bords de la gouttière.

Réaumur voyait dans les appendices de *Scatophaga* une sorte de garde empêchant l'œuf de plonger complètement dans les matières excrémentitielles sur lesquelles il est pondu : l'œuf « est arrêté par ses ailerons comme un clou de gérofle qu'on picque dans un citron l'est par sa tête » (op. cit., t. IV, p. 377). C'était admettre, un peu implicitement à la vérité, un rôle respiratoire, la submersion totale n'étant un danger pour l'œuf qu'autant qu'elle entraînerait l'asphyxie. Plus tard, en tout cas, l'idée de Réaumur fut reprise et précisée dans ce sens par Haase (1884, cité d'après Korschelt).

Peut-être dirait-on avec encore plus de vérité que le rôle de la gouttière et de ses prolongements est double : faire flotter l'œuf et le faire respirer, but mécanique et but physiologique atteints simultanément grâce à la présence d'une masse d'air, emprisonnée dans une formation choriale épaisse et très spongieuse. Et puisqu'il s'agit d'un organe auquel on a attribué des significations tout autres, il ne sera pas inutile d'insister un peu sur celle-ci en cherchant à voir objectivement comment elle répond aux faits [1].

Soit comme exemple l'œuf d'une Anthomyide indéterminée, fig. **11***t*, assez semblable à celui d'*Anthomyia pallida*, décrit et figuré par Leuckart (55, Tab. I, fig. 10). Il est très atténué en avant où la coquille se prolonge en un appendice déjeté du côté dorsal, creux à l'intérieur et terminé par

[1] Parmi les autres significations attribuées à la gouttière (v. plus haut, p. 81 et suiv.), celle de canal micropylaire doit être considérée comme définitivement écartée; celle de dispositif d'éclosion peut, au contraire, être maintenue, mais à titre secondaire.

des lobes rapprochés, *g*, dépendant de la gouttière. Le corps ovoplasmique, dont le contour est représenté en *A* et *B* par un trait pointillé, ne pénètre pas dans l'appendice. Les coupes transversales *B* et *C* indiquent l'allure de la gouttière, et montrent qu'elle va en diminuant d'arrière en avant. Ce qu'il importe surtout de remarquer, c'est que les lèvres en sont formées par un repli chorial où l'épaisseur totale est considérable, mais la structure très lâche, ce dernier caractère étant encore accentué par l'existence de cavités spacieuses assez comparables à des cryptes qui s'y trouvent en grand nombre; toute la formation est en continuité avec la zone interne de l'enveloppe générale, elle-même très lâchement structurée, *n*.

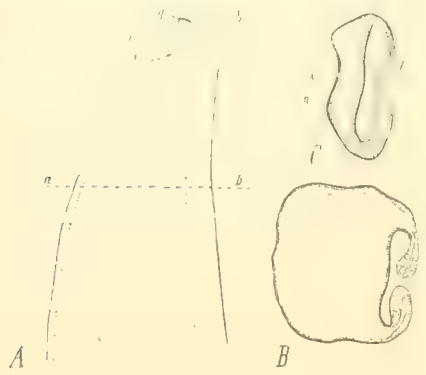


Fig. 11*t*. Œuf d'*Anthomyia* sp. : *A*, profil de la partie antérieure avec le contour du corps ovoplasmique en pointillé; — *B*, coupe transversale suivant *a b*, contour du corps ovoplasmique pointillé; — *C*, coupe suivant *a' b'*. Gr. faible.

c, cavité libre, constituant en avant de la masse ovoplasmique une vaste chambre pneumatique s'étendant dorsalement au-dessous de la gouttière; — *g*, repli chorial rabattu vers son symétrique pour former la gouttière et prolongé en avant en forme de bec; — *m*, micropyle; — *n*, zone interne spongieuse du chorion; — *x*, zone externe.

On entrevoit aisément que, durant les manœuvres de la ponte, la pneumatisation, si elle n'a pas eu lieu dans les organes maternels, pourra se produire en quelque sorte instantanément, grâce aux nombreux orifices existant sur les lèvres. Or, une fois la pneumatisation réalisée, la formation spongieuse devient comparable à une bourre d'ouate d'où l'air est, comme on sait, très difficilement expulsé par les liquides aqueux : elle constitue un flotteur de dimensions relativement considérables, grâce auquel l'œuf sera en état de surnager comme une barque sur une substance pâteuse ou même sur l'eau, et un flotteur qui devra demeurer en rapport avec l'extérieur par sa partie la plus chargée d'air, ici le bec *g*, et pourra ainsi assurer la régularité des échanges respiratoires.

Ces remarques sont encore partiellement applicables à la gouttière simple, tant qu'elle demeure reconnaissable. A ce premier degré de différenciation, qui est celui de *Calliphora erythrocephala*, elle ne fonctionnera pas toujours comme flotteur, mais toujours elle représentera une région choriale plus abondamment aérée, susceptible d'intervenir comme organe

respiratoire de suppléance au moment où la face ventrale, par laquelle l'œuf repose sur le substratum, est mise hors service.

3. *Accessoires du chorion réductibles à des cryptes respiratoires ou à des plages respiratoires.* — LEUCKART (55) a décrit et figuré chez *Asilus crabriformis (sic*, pour *crabroniformis)* des canaux étroits traversant le chorion et s'ouvrant du côté extérieur au milieu d'une élevure discoïde, qu'il soupçonne de se remplir d'air. Ces accessoires, disséminés sans ordre çà et là, rappellent de très près par leur aspect les cryptes décrites ci-dessus chez les Muscides (v. op. cit., la fig. 21, Tab. I). L'auteur, il est vrai, pense qu'elles siègent à la face ventrale de l'œuf et s'ouvrent en dedans aussi bien qu'en dehors, deux circonstances qui feraient une difficulté pour l'identification; il faut pourtant noter que la position de la cavité cryptale dans l'épaisseur du chorion est assez variable en hauteur, et quant à la situation ventrale chez *Asilus*, il semble que LEUCKART la suppose plutôt qu'il ne la prouve; ce point doit être réservé.

D'autres fossettes, signalées par le même auteur dans la région dorsale antérieure du chorion, chez *Scatophila*, *Drosophila*, répondent également à des cryptes, à en juger par les descriptions et les figures (op. cit., Tab. I, fig. 13).

Enfin, on peut considérer comme probablement réductibles au même type d'organe les canaux aérifères qui se montrent au voisinage du micropyle chez plusieurs lépidoptères (HENNEGUY, 04).

Aux *plages respiratoires* il faut rattacher : probablement, la région dorsale de *Borborus*, de laquelle LEUCKART s'est effectivement demandé si elle ne constituait pas un « Luftraum »; peut-être les « Lufträume » signalés par KORSCHELT et confirmés par GROSS (00) chez divers hémiptères; peut-être enfin l'anneau poreux périmicropylaire, signalé par ce dernier observateur (03) chez *Gryllus campestris*, à moins qu'il ne s'agisse là de cryptes plus nettement différenciées.

4. *Appareil pneumatique des Muscides larvipares.* — Mettons fin à cette revision en rappelant quelques données très précises de LEYDIG (67) directement afférentes au matériel étudié dans le présent travail. Le célèbre histologiste a rencontré chez *Tachina (Echin.) fera* et décrit l'appareil aérifère en réseau que nous avons vu être si répandu parmi les Muscides larvi-

pares; il en a donné une excellente figure (op. cit., Taf. III, fig. 15), sous le nom de « pneumatische Partie des Chorions ».

D'après le texte de Leydig, le chorion de l'œuf déjà mûr, mais encore contenu dans l'ovaire, montre un assemblage de points ou pores ordonnés en réseau, qui se remplissent d'air et deviennent pneumatiques aussitôt qu'il descend dans l'utérus : « Sobald das Ei in den Uterus gelangt ist, füllen sich dieselben mit Luft, werden pneumatisch, und heben sich jetzt durch dunkle Farbe bei durchgehenden und weisser bei auffallenden Lichte ab » (op. cit., p. 32).

Cette description traduit exactement la forme et la structure apparente. La structure réelle ne comporte pas de pores : nous avons vu que les images punctiformes répondent aux piliers choriaux se présentant en projection sur un fond d'air. Et quant à la pneumatisation, elle ne survient pas aussitôt que l'œuf est descendu, mais seulement beaucoup plus tard, lorsque le développement embryonnaire est déjà avancé et la respiration active. Dans un utérus gravide on observe toujours, pourvu que les ovarioles continuent à envoyer des œufs, c'est-à-dire pourvu que l'on ait ouvert une mouche prise en pleine période de ponte, un tronçon où la pneumatisation est nulle. Leydig n'ayant pas arrêté son attention sur cette circonstance, ne se trouvait pas dans les conditions voulues pour saisir la véritable signification de la pneumatisation. Il n'a pas songé d'ailleurs à l'interpréter.

DEUXIÈME SECTION.

Dégâts indirects du parasitisme.

Au chapitre III du mémoire précédent, on a examiné quelques modalités de l'action nocive directe du parasite sur l'organisme hospitalier : traumatismes tégumentaire ou trachéen dans le percement des trous d'entrée et des soupiraux, lésion et destruction partielle des organes parasités électivement. Sous le nom de *dégâts indirects* nous étudierons ici les effets du parasitisme qui ne dérivent pas ou qui ne dérivent que très secondairement d'une lésion organique.

Pour préciser la question, il convient de rappeler que le régime endoparasitique des larves de diptères est l'hémophagie simple (quelques cas), ou l'hémo-stéatophagie (le plus grand nombre des espèces). Très ordinairement il se complique d'une période finale de sarcophagie violente, durant laquelle l'hôte est rongé tout vivant, mais cette phase n'appartient plus au parasitisme proprement dit, les ravages du parasite étant simplement devenus ceux d'une espèce carnassière dévorant une proie. C'est l'hémo-stéatophagie qu'il convient d'avoir surtout en vue, puisque c'est le mode d'exploitation de l'hôte le plus habituel. Or, il est aisé d'y entrevoir la mise en jeu de plusieurs causes qui doivent altérer les conditions de vie de l'organisme hospitalier.

Il y a en premier lieu une destruction de cellules en nature, amibocytes errants ou stéatocytes réunis en lobes adipeux, qui constituerait à la rigueur une lésion directe. Disons tout de suite qu'à en juger d'après tout un ensemble d'observations, le nombre de ces éléments peut subir des oscillations très étendues dans l'organisme normal [1], et que par suite leur disparition partielle, dans les cas de parasitation, serait aisément tolérée en soi. D'ailleurs, le nombre des amibocytes prélevés paraît être peu considérable :

[1] Pour ne parler que des cellules adipeuses, on est très frappé, lorsqu'on dissèque en nombre des chenilles normales d'une même colonie, p. ex. des *Vanessa* dont les lobes adipeux sont plus aisés à remarquer, en raison de leur coloration jaune, de trouver des individus qui sont littéralement encombrés de ces lobes et d'autres chez lesquels on a de la peine à les découvrir.

malgré des recherches assez attentives et souvent répétées, ce n'est guère que chez le *Thrixion* que des amibocytes de *Leptynia* ont pu être identifiés.

Un dommage autrement sérieux consiste dans la soustraction des réserves nutritives non figurées, charriées par le plasma hémolymphatique ou emmagasinées dans le corps adipeux : c'est à leurs dépens surtout que se développent et s'enrichissent pour l'avenir, au lieu des organes de l'hôte, les organes du parasite.

La soustraction d'oxygène, tant que le parasite n'est pas directement en rapport d'échanges respiratoires avec l'air extérieur, et le dégagement correspondant de CO^2, peut-être même l'abandon de résidus excrémentitiels ou de toxines, sont ou peuvent être une autre source de désordres [1].

Il faut ajouter enfin la compression mécanique des organes, dans beaucoup de cas où le corps du parasite tend à remplir seul la cavité générale. On constate aisément, à la dissection d'une forficule hébergeant une larve avancée de *Bigonichæta*, ou d'un *Leptynia* porteur de plusieurs *Thrixion*, que le tube digestif de l'hôte est complètement vide au voisinage des parasites; c'est dire que les matières alimentaires ne séjournent pas dans toute une partie de l'organe et, équivalemment, que ces parties sont mises hors fonction.

L'effet général résultant de ces diverses influences ne peut être en très gros qu'un affaiblissement de l'organisme, une diminution de vitalité susceptible de se manifester par des symptômes assez variés. Ceux de ces symptômes qui n'ont rien à voir avec la fonction reproductrice seront examinés très sommairement dans un premier chapitre. D'autres intéressent de très près cette fonction et constituent la célèbre question de la castration parasitaire indirecte. C'est surtout à l'étude histologique de cette question, encore neuve, semble-t-il, que l'on s'attachera de préférence. Mais la castration parasitaire indirecte n'étant au fond qu'une atrophie ou une dégénérescence des gonades, consécutive à l'affaiblissement général, son étude

[1] Il est très probable que le parasite ne rejette aucun excrément durant toute une période de vie peu active, les résidus de l'absorption intestinale s'accumulant alors simplement dans le tube digestif. Ceux qui sont évacués dans la période subséquente de métabolisme suractif restent dans la gaîne de fixation, ou ne tombent dans la cavité générale de l'hôte qu'au moment de la sarcophagie.

Des produits toxiques, élaborés par sécrétion ou résultant des processus même de désynthèse, ne peuvent guère manquer d'être rejetés. Il est sûrement difficile d'isoler leurs effets propres, dans le cas des macroparasites dont il s'agit ici; de toutes façons, il semble que ces produits ne dépassent ni en quantité ni en nocivité les limites au-delà desquelles les organes dépurateurs de l'hôte ne suffiraient plus à leur élimination.

aurait été par trop incomplète sans un coup d'œil comparatif sur d'autres castrations indirectes, c'est-à-dire sur les dégénérescences qui peuvent survenir dans les organes reproducteurs du fait d'une autre cause que le parasitisme. Enfin, à l'occasion des phénomènes rencontrés dans ces dégénérescences, quelques données de caryopathologie seront ajoutées en appendice sur l'aptitude spéciale du noyau cellulaire à lutter contre les causes qui menacent son intégrité et à survivre, dans certaines conditions, au corps cytoplasmique.

Les espèces utilisées sont les suivantes :

Coléoptères.

Criocéris asparagi L.

Diptères.

Blepharidea vulgaris Fall.
Compsilura concinnata Meig
Cyrtophlebia elata Meig.
Cyrtophlebia ruricola Meig.
Fausta radicum (F.) B.B.
Gymnopareia pilipennis Fall.
Gymnosoma rotundatum L.
Hyria tibialis Fall.
Ptychomyia selecta Meig.
Thrixion Halidayanum Rond.
Uclesia fumipennis Girschn.

Hémiptères.

Piezodorus incarnatus Germ.

Hyménoptères.

Apis ligustica Spin.
Bombus terrestris Illig.

Lépidoptères.

Acronycta aceris L.
Chondrostega vandalicia Mill.
Evetria buoliana Schiff.
Vanessa urticæ L.
Vanessa Io L.

Orthoptères.

Forficula auricularia L.
Leptynia hispanica Bol.
Leptynia attenuata Pant.

Chapitre I.

Dégâts indirects n'intéressant pas la fonction reproductrice.

A. Épuisement parasitaire des réserves graisseuses.

1. Les chenilles et, plus généralement, les larves phytophages, qui ne discontinuent en quelque sorte pas de manger, montrent rarement de l'amaigrissement parasitaire. Tant que les parasites qu'elles hébergent sont

modérément nombreux, ou du moins tant qu'ils ne sont pas entrés dans leur phase de croissance rapide et de métabolisme suractif, il est difficile de constater une disparition de graisse qu'on doive nécessairement leur imputer; car il faut toujours tenir compte du fait mentionné ci-dessus, que cette réserve peut presque faire défaut, même chez les individus normaux. Dès que survient la période de métabolisme suractif, il peut bien y avoir et il y a même en général disparition de lobes adipeux là où peuvent atteindre les crochets buccaux du parasite, mais par lésion directe; partout ailleurs les lobes conservent leur aspect normal.

Tout se passe, durant le métabolisme lent du parasite, comme si l'organisme hospitalier était insensible à son action, les apports alimentaires le mettant en mesure de compenser les pertes subies; dès que la période des grandes soustractions a commencé, il semble que les phénomènes se précipitent trop pour qu'il ait le temps de réagir en résorbant, pour y faire face, ses réserves encore disponibles.

2. Chez les adultes, on peut fréquemment remarquer une disparition de graisse manifestement due à l'influence parasitique. Des *Piezodorus* porteurs d'une ou de deux grosses larves de *Gymnosoma*, des *Leptynia* un peu abondamment infestés par des *Thrixion* déjà avancés, ont leurs lobes adipeux matériellement intacts, mais rapetissés et appauvris de graisse au point qu'il faut souvent de l'attention pour les reconnaître dans les dissections. Sur les coupes, ces lobes ne se montrent plus que comme des lames de cellules compactes, très petites et très aplaties par rapport aux cellules normales, assez semblables à de gros amibocytes qui se seraient accolés entre eux. Déjà signalé dans un précédent travail (PANTEL, 98, fig. 22), ce fait à pu être confirmé pas de nouvelles observations; les FIG. **104**, **103** du travail actuel montrent comparativement l'état du corps cytoplasmique à l'état d'émaciation totale et à l'état de semi-émaciation parasitaires, chez un imago de *Leptynia*. L'émaciation complète est rarement réalisée.

A la différence des parasites de larves, les parasites d'adultes semblent être exclusivement ou du moins très principalement hémophages. Leur métabolisme demeure plus lent, l'organisme hospitalier lutte contre les soustractions qu'il subit en suppléant aux apports insuffisants de l'alimentation par la résorption et l'utilisation des réserves antérieurement emmagasinées. Les faits allégués ne se rapportent, il est vrai, qu'aux réserves adipeuses, dont l'état est plus facile à constater, mais tout porte à croire que la conclusion peut être étendue aux autres.

B. Arrêt du corps adipeux à un stade inférieur de l'ontogénèse, néoténie parasitaire.

L'émaciation est une manifestation physiologique de l'affaiblissement parasitaire, l'arrêt des cellules adipeuses à un stade inférieur de leur évolution en est une manifestation biologique.

Il semble qu'on puisse interpréter comme un ralentissement de l'ontogénèse, limité à cette catégorie d'éléments, les faits déjà signalés par R. DE SINÉTY (01) chez un *Leptynia* hébergeant des *Thrixion*.

Après une étude générale du corps adipeux de l'orthoptère normal, l'auteur décrit les cinèses fort remarquables qu'on y observe fréquemment chez la larve — chromosomes de caractères spéciaux, en nombre très supérieur au nombre diploïdique de l'espèce; — il fait observer que ces cinèses font défaut chez l'adulte normal, mais se sont montrées nombreuses chez un adulte parasité.

L'examen à nouveau de tout un stock d'anciennes préparations de *Leptynia* confirme tous ces faits et conduit à distinguer dans les cellules adipeuses deux stades successifs : 1° un stade larvaire, caractérisé par un accroissement général très considérable et par de fréquentes caryocinèses plus ou moins atypiques, qui peuvent être suivies de plasmodiérèse ou conduire, par suppression de ce dernier processus, à des cellules plurinucléées à noyaux fréquemment très inégaux; 2° un stade imaginal, durant lequel les cellules des individus normaux ne montrent en général que des noyaux quiescents, celles des parasités pouvant offrir tous les caractères des cellules de larves normales. La FIG. **102**, empruntée à un imago parasité — l'état du tégument et surtout celui des ovaires ne laissent pas de doute sur le stade ontogénétique, — permet d'apprécier l'exactitude de l'assertion. Il s'agit d'une cellule trinucléée de très grandes dimensions; elle est dessinée à un grossissement deux fois plus fort que celles des FIG. **103**, **104**, mais il est facile de voir que, même si on la réduit de moitié mentalement, elle demeure bien plus grande que ces dernières. Les trois noyaux sont en état de mouvement; n_1 et n_2 montrent une métaphase atypique, n_3 est à un stade antérieur à la résorption de la membrane et au dernier modelage des chromosomes. On peut traduire l'état de choses par cette formule : chez l'imago parasité dont il s'agit, les cellules adipeuses ont conservé les caractères et la manière d'agir des cellules adipeuses de larves, se mettant ainsi en

retard sur le stade actuel de l'ontogénèse générale; l'insecte auquel on les a empruntées avait été frappé de *néoténie* partielle d'origine parasitaire, le terme étant pris dans le sens précisé par Giard et Bonnier (87, p. 195 : « il y a *néoténie* quand un animal, en devenant adulte, retient certains caractères infantiles »), plutôt que dans le sens originel de Kollmann (arrêt de la métamorphose avec développement des organes reproducteurs).

Ces faits sont à rapprocher de ceux qui ont été signalés par Mercier (07) chez les blattes adultes parasitées par une Microsporidie *(Plistophora)*. L'auteur s'exprime comme suit à propos des cellules à *Bacillus cuenoti*, mêlées aux grandes cellules adipeuses :

« Dans les lobes où l'infection ne progresse que lentement, les bacilles disparaissent peu à peu; finalement on n'en trouve que quelques-uns. A ce moment les cellules entrent en mitose; ces mitoses sont, le plus souvent, anormales, asymétriques, pluripolaires. La présence de mitoses, surtout dans le tissu adipeux de Blattes adultes, mérite de retenir l'attention; jamais, à ma connaissance, semblable observation n'a été faite dans le tissu adipeux d'Insectes adultes [1] » (op. cit., p. 834). Et plus loin, toujours à propos des lobes où l'infection progresse lentement : « (Les cellules à bacilles) perdent leurs caractères différentiels et font retour au type embryonnaire. Les autres cellules de ces lobes, cellules graisseuses et cellules à urates, se comportent de même ».

Mercier observe donc, comme réponse réactionnelle à l'action parasitaire, dans les trois sortes de cellules des lobes adipeux de la blatte adulte, un retour à l'état embryonnaire et une poussée mitotique déterminant « l'apparition d'un tissu de néoformation qui rappelle certaines tumeurs cancéreuses ».

Il n'y a pas retour à l'état embryonnaire chez *Leptynia*. Il est digne de remarque, et de Sinéty a très justement appelé l'attention sur cette circonstance, que la caryocinèse a lieu, dans les cellules adipeuses de cette espèce, sans que le corps cytoplasmique perde ses caractères, la division distribuant simplement aux cellules-filles, quand elles se séparent, la part de réserves graisseuses incluse dans le cytoplasme qui leur échoit. Les phénomènes s'y déroulent sans modification saisissable dans la morphologie particulière de la zone à réserves; tout au plus peut-on concevoir que l'élabo-

[1] Les données très explicites de de Sinéty étaient bien relatives à un insecte adulte, parasité, il est vrai, comme d'ailleurs les blattes de Mercier.

ration et la transformation de ces matériaux s'y trouvent suspendues, comme est suspendu, d'après les observations de Meves (99), le travail même de la sécrétion dans les cellules rénales de la salamandre. Mais s'il n'y a pas recul jusqu'à l'état embryonnaire, il y a du moins arrêt dans l'évolution.

Il serait intéressant de rechercher si les blattes parasitées, dont les cellules adipeuses montrent des figures de division, n'auraient pas été envahies avant leur dernière mue [1].

C. Ralentissement de l'ontogénèse générale.

Au lieu de se limiter à une formation particulièrement sensible, le retard dans la marche de l'ontogénèse peut s'étendre à tout l'organisme et se manifester par la prolongation du stade larvaire.

Rappelons en premier lieu que le fait a été énoncé déjà, avec quelques réserves il est vrai, à propos de *Leptynia*, parasité par *Thrixion* (Pantel, 98).

On peut aisément le vérifier sur *Forficula auricularia*, dans les localités où l'espèce est très abondante et très parasitée. Il est même possible, les parasites appartenant à des groupes zoologiques très divers, de constater que l'organisme hospitalier n'est pas également sensible à l'influence de tous : ce ne sont pas les larves de diptères, pourtant plus grosses et en apparence plus brutales, ce sont les Mermithides, d'allure générale très indolente, mais qui agissaient peut-être depuis plus longtemps, qui, dans les cas observés, se sont montrés les plus nocifs [2].

Le retard de la métamorphose est particulièrement aisé à remarquer chez les chenilles, lorsque le parasite est de ceux qui mûrissent au voisinage de l'époque où le phénomène devrait survenir. Il se fait alors, parmi les individus d'une même espèce qui se sont développés en même temps, un

[1] Dans un travail ultérieur, Mercier (08) fait observer que les larves de blatte sont effectivement plus souvent parasitées que les imagos, ce qui semblerait indiquer que l'infection est souvent mortelle. — Cela indique en tout cas qu'elle est précoce et que les individus chez lesquels on trouve des caryocinèses pourraient bien être des individus néoténiques.

[2] A Vals, près Le Puy, où l'espèce fut très abondante et très parasitée en 1901, tous les individus rencontrés au milieu de juillet étaient encore à l'état de larve; la mue se fit pour le très grand nombre durant la dernière moitié du mois et les individus qui ne l'avaient pas encore faite le 10 août étaient tous parasités par des *Mermis*.

véritable triage : ceux qui sont normaux ou porteurs de parasites non épuisants (larves jeunes d'hyménoptères ou de diptères) se chrysalident, ceux qui hébergent des parasites épuisants, pas.

Voici p. ex. une colonie de *Vanessa (V. urticæ, V. Io)* provenant de la même ponte et vivant sur la même touffe d'orties. Elle évolue synchroniquement sans se disperser beaucoup jusqu'au voisinage de la dernière mue. A cette époque un certain nombre d'individus abandonnent la plante nourricière comme sur un signal donné, et vont à la recherche d'un support à leur convenance pour se suspendre et se métamorphoser : l'observation ultérieure fera voir que c'étaient des chenilles normales ou porteuses de parasites encore inoffensifs. D'autres individus restent; l'exploration directe montre qu'ils sont presque tous porteurs d'une, quelquefois de deux grosses larves de diptère *(Hyria tibialis, Blepharidea vulgaris, Compsilura concinnata....)*; abandonnés à eux-mêmes ils s'alimentent encore quelque temps, deviennent de plus en plus languissants et succombent sans avoir cherché à se chrysalider ou au cours des manœuvres de la chrysalidation.

Les chenilles d'*Evetria buoliana*, que l'on trouve au printemps dans les galles résineuses des pins, évoluent presque synchroniquement, les influences saisonnières ayant fini par effacer les différences réelles d'âge qui doivent exister entre elles. Or, à une époque où le très grand nombre des individus est chrysalidé, les quelque 10 % qui restent (Gemert, fin mars 1910) et qui continuent de manger, sont tous parasités par une larve de *Gymnopareia pilipennis (Tachinidæ)*, ou par des larves de *Braconidæ* qui finiront par les tuer avant la chrysalidation. Il y a quelques exceptions, mais en petit nombre et portant presque toujours sur des chenilles mal venues.

Des faits analogues ont été signalés par divers observateurs, postérieurement à la publication relative à *Leptynia*. Wheeler (10) rappelle que Dodd en 1906, Howard en 1908 ont mentionné, chez des chenilles et des larves de Formicides parasitées par des Chalcidides, un retard de la croissance et du développement.

Plus anciennement, Schneider (85$_a$) avait trouvé que les larves de Culicides infestées par les *Mermis* ne s'empupent généralement pas : c'est le retard évolutif indéfiniment prolongé.

D. Accélération des phénomènes préparatoires à la nymphose.

Le ralentissement de l'ontogénèse semble être lié à un degré de l'affaiblissement parasitaire qui doit être atteint, mais non dépassé; l'influence doit être assez marquée pour empêcher l'organisme hospitalier de parvenir à l'état de développement externe et de maturité interne qui amène normalement la crise nymphale; mais si elle est trop accentuée elle pourra donner *avant l'heure* le signal de cette même crise. Les chenilles à évolution lente, dont le dernier âge peut se prolonger beaucoup, à la seule condition que la nourriture soit abondante, se prêtent le mieux à la constatation de cette influence parasitique.

Sur un lot de *Chondrostega Vandalicia* au dernier âge (hiver ou printemps) on peut remarquer, les années où l'espèce est abondamment parasitée par *Uclesia fumipennis*, que certains individus continuent de manger tandis que d'autres cessent, se vident, cherchent un abri, perdent leurs poils et se mettent à filer : ce sont, presque à coup sûr, des individus porteurs d'un nombre parfois considérable (1-9) d'*Uclesia* au IIIe stade, dont quelques-uns sont entrés déjà dans leur période de métabolisme suractif et ne tarderont pas à faire œuvre de carnassiers; la chenille, dans de telles conditions, succombe rapidement, quelquefois après de simples tentatives de filage, quelquefois après avoir fini son cocon, mais avant de se chrysalider.

De nombreuses chenilles d'*Acronycta aceris*, abondamment parasitées par *Compsilura concinnata* (Vals, 1901), ont permis de faire des observations analogues.

En dehors des chenilles, la larve de *Crioceris*, parasitée par *Meigenia floralis*, se prête aux mêmes constatations. Dès que l'action du parasite devient plus débilitante ou plus brutale, cette larve cesse de manger, se laisse tomber de sa plante nourricière ou, quelquefois, en descend méthodiquement le long de la tige, et cherche à se nymphoser, l'acte échouant d'ailleurs très généralement, par suite de l'aggravation rapide des ravages. Pendant ce temps, les larves normales de même âge continuent de manger.

On connaît trop peu le mécanisme de la nymphose normale pour pouvoir tenter une explication des phénomènes anormaux dont il s'agit ici. Il y faut faire une place aux impulsions instinctives proprement dites, mais de telles impulsions supposent en tout cas un stimulus et on conçoit mal que la seule morsure du parasite puisse réveiller la tendance à des actes

qui sont d'ordinaire liés à la nymphose. Il semblerait plus rationnel de chercher le stimulus dans l'état particulier où se trouvent mis les organes de l'hôte à un moment donné de la période des ravages, et qui peut rappeler par un côté la phase de maturation larvaire. Parmi les particularités peut-être les plus saisissables de celle-ci, il faut signaler l'accumulation intensive des réserves, qui modifie à vue d'œil l'état du corps adipeux et qui doit retentir sur l'hémolymphe sous la forme d'une disparition insolite des matériaux déversés par le tube digestif. Pourrait-on penser que, par ses emprunts devenus subitement très rapides, le parasite produit dans cette humeur une décharge en quelque sorte comparable, et par là détermine l'entrée en scène des divers symptômes qui s'y trouvent biologiquement associés?

Simples remarques sur la débilitation musculaire et quelques malformations d'origine parasitaire.

1. Dès qu'ils deviennent considérables sans être compensés par la nutrition — ce qui est aisément le cas chez les adultes âgés, — les emprunts parasitaires ne peuvent manquer d'amener un ralentissement dans l'activité fonctionnelle des divers systèmes organiques. Le système musculaire, par sa nature même, est un de ceux dont l'altération se manifeste le plus aisément. Aussi Künckel (1) a-t-il pu relever, chez les acridiens ravageurs parasités par des larves de Muscides, toute une série de symptômes dont le principal est l'inaptitude au vol ou l'*apténie*. Dans une armée d'acridiens il se fait un triage spontané des individus valides d'avec les malades, comme nous avons vu qu'il s'en fait un dans une colonie de chenilles.

Point de doute qu'une apténie successivement plus marquée ne survienne chez certains adultes étudiés dans ces recherches, tels que *Piezodorus incarnatus* et *Bombus terrestris*, qui finissent par périr des suites du parasitisme; toutefois, les circonstances n'ont permis aucune constatation précise à cet égard.

2. Les parasites de grande taille exercent forcément sur l'exosquelette de l'hôte une pression tendant à le déformer et développent dans ce tégument une contre-pression qui peut les obliger eux-mêmes à se déformer.

Dans ce conflit, c'est rarement le parasite qui cède. Pourtant, lorsque

(1) C. R. Acad. Sc. Paris, t. 118, 1894.

le tégument de l'hôte résiste, il peut subir des déformations considérables. C'est ainsi que, chez le ♂ filiforme de *Leptynia attenuata*, les larves de *Thrixion* ne se font une place qu'à la condition de s'effiler démesurément. La déformation est d'ailleurs temporaire, puisqu'il s'agit d'un organisme à corps mou; elle ne semble pas compromettre nécessairement l'évolution ultérieure.

Il arrive bien plus fréquemment que les parois abdominales de l'hôte se distendent. Si l'effet est peu marqué, il demeure comparable au gonflement qui résulte de l'accumulation des aliments dans le tube digestif, ou de celle des produits sexuels dans les gonades; il passe aisément inaperçu. Plus accentué, il peut aller jusqu'à une déformation monstrueuse qui n'est pas sans analogie avec la distension des ♀ ♀ gravides de *Meloe* ou de *Termes*. La curieuse forme de fourmi ouvrière que WHEELER a fait connaître sous le nom de « Mermithergates » est principalement caractérisée par une distension de ce genre, due à des Mermithides [1]. Chez certains locustiens fouisseurs dont l'exosquelette abdominal est presque entièrement membraneux, de gros Gordiides déterminent des déformations très comparables à celles-là; ils s'enroulent en un large anneau à plusieurs tours, qui distend l'abdomen de l'hôte et le transforme en une sorte de tambour.

Tous ces effets accompagnent généralement la castration parasitaire, mais rien ne prouve qu'ils en dépendent.

CHAPITRE II.

Dégâts indirects atteignant la fonction reproductrice, castration parasitaire indirecte.

A. Historique et bibliographie de la castration parasitaire indirecte chez les Arthropodes en général et spécialement chez les Hexapodes.

1. *Travaux de* GIARD (1869-1889), *de* GIARD *et* BONNIER (1887). — Sous le nom de castration parasitaire, GIARD a doté la biologie d'un chapitre à peu près nouveau [2], qu'il s'est constamment attaché à enrichir de faits

[1] Voir à ce sujet le beau travail de WHEELER (10), p. 420, fig. 6.

[2] Divers entomologistes avaient signalé déjà l'atrophie des organes reproducteurs chez les insectes parasités. C'est à RÉAUMUR (1742) que remontent les premières observations sur la stérilité des bourdons parasités par les nématodes, comme le fait remarquer SCHNEIDER (85*a*). NEWPORT (1848, cité

et d'idées, durant la plus grande partie de son active carrière de chercheur. Il y revient avec prédilection : « pour ma part je mets, au nombre des découvertes dont je suis le plus fier, celle de la *castration parasitaire* et des lois morphologiques qui en découlent », écrit-il dans ses *Titres et travaux* (96, p. 5), et cette confidence doit être prise ici, c'est clair, non pour un banal retour de satisfaction personnelle, mais pour l'expression voulue de l'estime dans laquelle il tenait le sujet.

Dans ce même livre, le savant biologiste rappelle, en résumant les principaux, ses nombreux travaux sur la castration parasitaire : quatorze notices ou publications étendues, s'échelonnant de 1869 à 1889. Des XXVI thèses ou conclusions générales qu'il reproduit (p. 255 et suiv.), extrayons quelques points où se précise, dans ce qu'elle a de plus intéressant pour nous, la pensée de l'auteur :

Lorsqu'un parasite en se développant entraîne la stérilité de son hôte (action comparable à celle d'un organe hypertrophié déterminant l'arrêt de la reproduction sexuée), il y a *castration parasitaire*, et celle-ci est *indirecte* si le parasite n'est pas immédiatement en rapport avec les glandes génitales de l'hôte. — Le parasite gonotome est souvent substitutif : il occupe la place qu'occuperaient normalement les glandes génitales ou les produits de la génération et en prend l'aspect. — Les effets de la castration parasitaire sont variables avec l'époque de l'infestation, avec l'espèce, le sexe ou même avec l'individu infesté. — Les modifications provoquées peuvent porter simultanément sur les organes génitaux internes et externes ou exclusivement sur les internes; elles peuvent intéresser les caractères sexuels secondaires et l'instinct. — La castration parasitaire peut produire chez un animal d'un sexe déterminé des caractères sexuels secondaires et des tendances instinctives du sexe opposé. — La castration parasitaire est parfois temporaire et disparaît lorsque l'organisme est débarrassé du parasite.

Les recherches personnelles de Giard ont porté sur un grand nombre de végétaux et d'animaux, mais se sont étendues surtout sur les crustacés, qui lui ont fourni les résultats les mieux caractérisés. La castration de deux

d'après J. Pérez, 86) avait même donné du phénomène une interprétation très juste, en l'attribuant à la soustraction par le parasite des réserves nutritives destinées à fournir à l'accroissement et au développement de tout l'organisme. Giard et Bonnier (87, p. 192) ont rappelé de leur côté que l'atrophie des ovaires chez un Pentatomide parasité par une larve d'*Ocyptera bicolor* (dipt.) est explicitement mentionnée par L. Dufour dans un travail de 1827. Mais, si quelques faits de castration parasitaire avaient été entrevus, il est clair qu'ils ne mettaient entre les mains des biologistes que des données vagues, par trop insuffisantes pour fonder des rapprochements et conduire à la découverte de lois générales.

insectes homoptères du genre *Typhlocyba* (*T. Hippocastani* J. Edw. et *Douglasi* J. Edw.) parasités par une larve d'hyménoptère (*Aphelopus melaleucus* Dalm.) et une larve de diptère (*Atelenevra spuria* Meig.) fait l'objet d'une des nombreuses notes à l'Académie des Sciences. Dans ces deux cas l'attention de l'auteur s'est principalement portée sur les organes génitaux externes où il a cru constater des réductions et des simplifications surtout sensibles sous l'influence de l'hyménoptère, réelles encore quoique moins prononcées sous celle du diptère. D'une façon générale, l'auteur tient que la castration parasitaire des insectes n'obéit pas à d'autres lois que celle des crustacés ou des vertébrés.

Les faits utilisés relèvent surtout de la morphologie ou de l'anatomie microscopique. L'exploration histologique des organes internes semble avoir été impossible ou n'a été faite que sommairement. Chez *Eupagurus bernhardus* parasité par *Phryxus paguri*, Giard a trouvé que le testicule renfermait des spermatozoïdes avortés, très incomplets.

2. *Recherches de* A. Schneider *sur Sphærularia bombi* (1) (1885$_a$). — Le travail de Schneider a porté principalement sur le parasite; ce n'est qu'incidemment qu'il mentionne les effets du parasitisme. Les bourdons reines hébergeant des *Sphærularia* ont des organes sexuels développés, alors que ces organes, remarque l'auteur, demeurent très en retard chez les larves de Culicides et de *Locusta* qui portent des *Mermis;* pourtant ces reines ne fondent pas de colonie : « die mit *Sphærularia* infizirten Hummelweibchen gründen keinen Staat » (op. cit., p. 9); elles continuent

(1) Dans la seconde partie de ses recherches, Schneider (85$_b$) propose d'abandonner le nom spécifique de Dufour, comme contraire aux règles de la nomenclature des vers intestinaux (Rudolphi) et de donner à celui-ci le nom de *Sph. cunctatrix*.

La nomenclature de *Sphærularia bombi* est certainement à rectifier, mais peut-être faudrait-il songer à faire disparaître avant tout un vice plus radical que la défectuosité de forme visée par la critique de Schneider. Dufour a décrit et nommé comme un animal ce qui n'est en réalité qu'un organe en survie. Les désignations de « Nährthier » et de « Geschlechtsthier », introduites par Schneider pour distinguer l'animal de l'ovaire qui s'en sépare en continuant de vivre et de développer ses produits, ne sont pas entièrement satisfaisantes, incluant l'une comme l'autre l'idée d'animal complet. Ce n'est d'ailleurs pas dans un travail comme celui-ci qu'on peut songer à discuter des questions de systématique. Il n'y a, évidemment, qu'à retenir le nom universellement employé de Dufour, le contexte indiquant suffisamment s'il est appliqué au ver ou au sac bosselé qui s'en détache et lui survit.

Leuckart (87) s'est prononcé catégoriquement pour le maintien du nom spécifique aussi bien que du nom générique du Dufour. Il est visible toutefois que, pratiquement, son amour de la précision souffre des inconvénients qu'ils entraînent. Il est amené à parler presque constamment de « Schlauch » pour désigner l'objet décrit par Dufour, et à réserver le nom de *Sphaerularia* pour le ver que le naturaliste landais n'a pas connu.

de voler à l'air libre, à une époque (commencement de juin) où toutes les reines normales demeurent dans leur nid.

L'influence du parasite ne porterait donc pas ici sur les gonades et se trahirait plutôt par des modifications d'ordre psychique. Nous verrons plus loin que les organes peuvent être très profondément atteints et que l'instinct de la nidification ne l'est que pour un degré prononcé d'affaiblissement parasitaire.

3. *Recherches de* J. Pérez *sur les Andrena stylopisés* (1886). — L'année même où Giard communiquait à l'Académie des Sciences sa première note sur la castration parasitaire chez les animaux (castration des crustacés décapodes par les rhizocéphales), J. Pérez faisait connaître chez les *Andrena* (hyménopt.) parasités par les *Stylops* (strepsipt.) un cas de castration parasitaire demeuré très célèbre, qui n'a pas peu contribué à accréditer l'idée d'un processuss réactionnel biologiquement unique, commun à tous les animaux parasités.

Les faits principaux signalés par Pérez sont les suivants :

Une femelle stylopisée a généralement la tête plus petite que la femelle normale, les pattes postérieures grêles, à brosse plus ou moins réduite; la couleur de la face tend à imiter celle du mâle; les tubes ovariens sont arrêtés dans leur développement; l'instinct du butinement est aboli.

Un mâle stylopisé peut avoir la tête plus petite, la brosse plus développée que le mâle normal; la coloration de la face tend à imiter celle de la femelle; le testicule du côté où est logé le parasite est atrophié; les cellules spermatiques s'y segmentent, mais sans produire de spermatozoïdes; le testicule du côté opposé peut demeurer normal [1].

Ainsi, « l'Andrène stylopisée n'est pas seulement une femelle ou un mâle amoindris : c'est une femelle qui emprunte les attributs du mâle; c'est

[1] L'auteur explique fort plausiblement comment la présence d'un *Stylops* peut entraîner l'atrophie des deux ovaires et celle d'un testicule seulement. Dans le cas d'un *Andrena* femelle, la compression peut être hors de cause, de par la situation du parasite, seulement la maturation des œufs exigerait plus de réserves nutritives qu'il n'y en a de disponibles; dans celui d'un mâle, l'un des testicules peut au contraire être comprimé, mais la soustraction des matériaux nutritifs n'est pas telle que le développement et le fonctionnement de l'organe symétrique en soient nécessairement compromis : « Le complet développement des ovaires exige (donc) une quantité bien plus considérable de substance nutritive que celle qui peut suffire à la parfaite évolution des testicules. Par suite, l'absorption du tissu adipeux, sans parler des aliments liquides, par le fait de la larve parasite, doit être moins préjudiciable à l'organe mâle qu'à l'organe femelle » (op. cit., p. 22).

Tout cela vaut sans doute pour une catégorie d'hôtes vis-à-vis d'une catégorie de parasites. Nous verrons plus loin que, dans certains cas, la gonade mâle paraît au contraire plus sensible que la gonade femelle.

un mâle qui revêt les caractères de la femelle » (op. cit., p. 13 du tirage à part).

Atrophie des gonades et modification des caractères sexuels secondaires, tels seraient, d'après ce travail, les traits les plus saillants de la castration parasitaire chez les hexapodes. Nous verrons un peu plus loin que Wheeler, se trouvant dans l'impossibilité de concilier ces résultats du distingué professeur de Bordeaux avec les siens propres, formule de sérieuses réserves en ce qui regarde les caractères sexuels secondaires.

Comme ceux de Giard, le travail de Pérez est essentiellement morphologique et anatomique; un petit nombre de figures histologiques représentent des cellules dissociées peu grossies et difficiles à identifier.

4. *Données de* Leuckart *concernant l'influence des nématodes parasites sur leur hôte* (1857). — Leuckart partage avec le célèbre helminthologue de Giessen l'honneur d'avoir éclairci l'histoire biologique, en apparence si paradoxale, de *Sphærularia bombi*. Dans le mémoire détaillé qui a suivi de près une communication préliminaire (85) contemporaine des publications de Schneider, il examine l'influence du parasite sur la fécondité de son hôte. Il trouve des bourdons infestés dont les ovaires n'ont aucun œuf mûr, mais sont d'ailleurs bien développés : « Anatomisch sind diese Organe vollständig entwickelt,... aber ausgebildete Eier fehlen » (op. cit., p. 627). D'autres ont des œufs d'aspect normal (l'auteur entend ici des œufs mûrs), mais en moindre quantité que les reines normales. La fécondité est visiblement diminuée, comme elle l'est chez *Hylobius pini* (coléopt.) sous l'influence d'un autre remarquable nématode, *Allantonema mirabile*, étudié dans le même travail. La cause en est que les parasites soutirent à leur profit une partie des matériaux nutritifs nécessaires au développement de l'œuf, et peut-être aussi que « durch ihre blosse Anwesenheit die vegetativen Functionen ihrer Wirthe in nachtheiliger Weise beeinflussen ».

La diminution de la fécondité entraîne cette conséquence que les reines infestées ne fonderaient pas de colonie (Schneider). Leuckart n'accepte pas sans réserves qu'il n'y ait jamais essai de nidification, même de la part de reines qui mûrissent des œufs. Mais en tout cas la population ouvrière d'une jeune colonie fondée dans de telles conditions serait trop réduite pour que la reine pût se dispenser de prendre part aux travaux d'approvisionnement et périrait probablement bientôt, « um so sicherer, als die in der Leibeshöhle der Königin allmählich massenhaft sich ansammelnden jungen Sphœrularien dem Leben derselben vorzeitig ein Ziel setzen » (op. cit., p. 628).

Ainsi que nous le verrons plus loin, les idées de LEUCKART sur ce dernier point serraient la réalité de plus près que celles de SCHNEIDER. Par contre, ses observations sur l'état des ovaires sont très incomplètes et quelque peu incohérentes, ayant été faites sans tenir compte de l'époque et des autres circonstances qui influent sur la gravité des emprunts parasitaires.

5. *Cas des femelles de phasmes parasitées par la larve de Thrixion* (PANTEL, 1898). — En plus de l'atrophie générale des ovaires, ce nouveau cas a permis de retrouver chez les hexapodes deux particularités de la castration parasitaire connues seulement chez les crustacés : 1° le parasite est substitutif au sens défini par GIARD, 2° la castration peut être temporaire. Le caractère substitutif ressort du fait que le parasite s'installe ordinairement parmi les ovarioles et prend la couleur jaune des œufs immatures de l'hôte, dont il a d'ailleurs à très peu près, chez les espèces du genre *Leptynia*, la forme et la grandeur [1]; le phasme survit en général à l'évasion des larves du diptère, se refait de l'épuisement et finit par pondre des œufs normaux [2].

L'intérêt particulier de ce cas de parasitisme consiste précisément en ce qu'il permet d'entrevoir une explication assez simple de la substitution parasitaire et du mimétisme interne qui lui est souvent associé. Le parasite s'installe parmi les ovarioles de l'hôte parce que cette place est privilégiée, tant au point de vue de la distribution d'air qu'à celui de la protection mécanique. Les ressemblances de forme et de taille sont fortuites. L'homochromie peut bien tenir à l'identité de matériaux de synthèse empruntés à l'organisme nourricier, à la fois par l'ovocyte et par le parasite; il faut seulement supposer que ces matériaux peuvent se convertir en une substance de couleur jaune, susceptible de se dissoudre d'une part dans les plaquettes vitellines de l'ovocyte, d'autre part dans l'hémolymphe de la larve étrangère. C'est une interprétation de ce genre qui a été insinuée par GIARD et BONNIER (87, p. 182) pour le mimétisme chromatique des entonisciens parasites des crabes.

Les influences parasitiques du *Thrixion* n'ont été étudiées, dans le travail ici rappelé, que macroscopiquement.

---

(1) Ces faits sont exacts. La conclusion qui en avait été déduite, savoir que chez les phasmes les femelles seules devaient être parasitées par la larve de *Thrixion*, manquait de rigueur; elle a été démentie par l'observation (PANTEL, 10).

(2) Dans ces cas de nouvelle poussée ovogénétique, les œufs de *Leptynia hispanica* ont toujours été normaux; ceux de *Bacillus gallicus* ont parfois montré des déformations et une réduction sensible de toutes les dimensions.

6. *Recherches de* Brunelli *sur les reines des Termitides* (1905-06). — Grassi et Sandias (93-94) avaient trouvé que, chez *Calotermes flavicollis* et *Termes lucifugus*, les ouvriers et les soldats (castes neutres, à gonades non développées) ont une ampoule cœcale constamment distendue par une énorme quantité de protozoaires flagellés [*Lophomonadidæ*, *Cercomonadidæ*, *Pyrsonymphidæ* (1)], les sexués (caste royale) étant presque indemnes et les individus qui passent à la caste royale (individus royaux de *complément* ou de *substitution*) ne développant leurs organes reproducteurs qu'après s'être débarrassés de leurs protozoaires (2). Reprenant et complétant ces curieuses observations, Brunelli (05) constate que « nelle regine dei Termitidi infette da Protozoi havvi una distruzione degli oociti » et que « il rapporto ben stabilito tra l'esistensa dei Protozoi nell' intestino e la distruzione degli oociti, ha tutti i caratteri di uno di quei fenomeni che Giard chiama fenomeni di castrazione parasitaria, e precisamente si avrebbe a che fare con un interessante fenomeno di castrazione parasitaria indiretta » (op. cit., p. 718, 719).

Brunelli s'est justement préoccupé du point de vue histologique. Une figure empruntée à *Calotermes flavicollis* montre deux grands ovocytes en voie de résorption, faisant contraste avec un certain nombre de petits qui sont bien conservés, d'où l'auteur infère que la parasitation s'est produite quand les ovaires étaient dans un état de développement déjà avancé, et que l'influence parasitique s'est manifestée sur les ovocytes âgés par la destruction, sur les jeunes par un arrêt de développement.

Dans un travail ultérieur, où il confirme ces conclusions, Brunelli (06) s'étend principalement sur les discussions théoriques relatives à l'origine des castes neutres chez les insectes sociaux.

7. *Étude de* Wheeler *sur la castration parasitaire et les autres espèces de castration chez les insectes* (1910). — Il s'agit d'un travail revisionnel d'une portée considérable, dans lequel l'assimilation des hexapodes aux crustacés et aux vertébrés, en ce qui regarde la connexion des caractères sexuels primaires et secondaires, est sérieusement discutée et, à ce qu'il semble, définitivement écartée.

(1) D'après Wheeler (10), les protozoaires trouvés par Grassi et Sandias seraient des ciliés et des grégarines.

(2) Les auteurs admettent que la transformation néoténique des individus ordinaires en individus royaux de substitution est subordonnée, au moins comme condition, à la salive qui leur est donnée par les larves et les nymphes. Ce serait cet aliment spécial qui tuerait ou expulserait leurs protozoaires et permettrait le développement de leurs organes génitaux.

L'observateur américain apporte d'abord le fait nouveau d'une guêpe sociale, *Polistes metricus* Say, parasitée par un strepsiptère, *Xenos Wheeleri* Pierce, laquelle, à l'inverse des *Andrena* étudiés par Pérez, ne subit du fait de la stylopisation aucune modification un peu nette de ses caractères sexuels secondaires. Quelques changements s'observent dans la coloration des individus parasités, mais « the results are not capable of very precise formulation » (op. cit., p. 387). Des modifications dans le comportement, telle une diminution de la tendance à faire usage de l'aiguillon, s'expliquent par l'affaiblissement général de la vitalité, résultant d'une insuffisance de la nutrition.

Suit une revision critique de toute la question, dont les points principaux peuvent se résumer ainsi qu'il suit.

A côté de la castration « surgical », « or true castration », consistant dans la destruction ou la lésion des gonades, et donc dans l'abolition des caractères sexuels primaires, il y a lieu de distinguer la *castration physiologique* et la *castration parasitaire*.

La castration physiologique inclut au moins trois formes de stérilité, déterminées par une nutrition insuffisante : 1° la *castration alimentaire* au sens d'Emery (96), provoquée par l'aliment fourni à la larve, et dont les meilleurs exemples se présentent chez les hyménoptères sociaux; 2° la *castration nutriciale* au sens de Marchal (97), amenée par l'épuisement qui résulte de l'élevage des larves, chez les insectes sociaux; 3° la *castration phasique;* Wheeler désigne ainsi la stérilité qui tient à des conditions saisonnières ou d'ordre ontogénique (croissance), en faisant remarquer qu'elle n'est pas rigoureusement distincte des deux précédentes.

La castration parasitaire peut être individuelle (celle qui est communément envisagée depuis Giard); elle peut être aussi sociale (celle que l'on étudie dans une colonie considérée comme une individualité d'un ordre plus élevé).

Chez les hexapodes, la castration opératoire peut amener la modification de certains caractères somatiques et même de caractères sexuels secondaires, mais non l'inversion de ces derniers. « This conclusion renders it imperative to reinvestigate the cases of stylopization in the Andrenine bees » (p. 425). Dans ce passage, Wheeler se montre assez sévère à l'endroit des conclusions de Pérez; dans d'autres il donne à sa pensée une expression adoucie : l'indépendance entre les caractères sexuels primaires et secondaires, bien marquée chez *Polistes*, peut être variable et manquer chez *Andrena* (p. 392).

Les modifications déterminées par les autres formes de castration : alimentaire, nutriciale, parasitaire, prennent la forme d'arrêt ou de retard de la croissance. Chez des insectes qui ont été mal nourris, les caractères imaginaux en général, sans excepter les caractères sexuels secondaires, peuvent difficilement prendre leur plein développement; quelques-uns se montrent réduits (forceps des forficules mâles, corne thoracique des Scarabéides mâles, mandibules des Lucanides mâles, ailes de *Lasius* femelles); mais de telles réductions sont suffisamment expliquées par la circonstance mentionnée, sans qu'il y ait lieu de recourir à des sécrétions internes ou hormones.

Se référant à des travaux personnels antérieurs (1901, 1907), et aussi aux travaux d'Emery (1890, 1904), Wheeler rappelle l'existence chez les fourmis de la forme d'ouvrières parasitées par des *Mermis* à laquelle il a donné le nom de « mermithergates » et dont il est fait mention au chapitre précédent. De ces ouvrières sont à rapprocher les femelles vierges appelées « mermithogynes » par Mrazek (1908), qui subissent, du fait de la parasitation par des *Mermis*, une remarquable réduction des organes du vol *(Lasius niger)*.

8. *Observations* de Brindley *et* Potts *sur les forficules parasitées par des grégarines* (1910). — Le forceps caudal présente chez le ♂ de la forficule ordinaire un dimorphisme très marqué, que Giard (94) n'a pas hésité à mettre sur le compte de la parasitation par les grégarines, à titre de variation d'un caractère sexuel secondaire. Pour lui, « il est possible, en effet, d'après la longueur de la pince, de prévoir qu'une forficule mâle possède des grégarines et qu'elle en possède une plus ou moins grande quantité. Comme ces parasites produisent un amoindrissement du caractère sexuel secondaire de la longueur des pinces, sans déterminer la stérilité absolue (la castration complète étant exceptionnelle), il arrive fréquemment, et c'est le cas pour les falaises de Wimereux comme aux îles de Farne, que les individus à pinces courtes, c'est-à-dire ceux qui ont des parasites, sont plus nombreux que ceux à pinces longues » (op. cit., p. 872).

Wheeler, on vient de le voir, incline à admettre ces idées, qui tendraient à faire attribuer aux forficules brachylabes une origine comparable à celle des soldats ou des ouvriers chez les termites. Brindley et Potts ont cherché à les vérifier par l'observation directe. Dans une excursion aux îles de Farne « made to resolve this debattable point », où ils ont récolté quelques milliers de forficules, ils ont soumis à la dissection plus de

50 mâles des deux formes. Il s'est trouvé que les uns logeaient une grande grégarine (probablement *Gr. ovata)*, les autres pas et que les premiers, aussi bien que les seconds, appartenaient indifféremment au type « low » ou au type « high », sans qu'il ait été possible de saisir une relation entre le nombre de parasites et la longueur de la pince. Il n'y avait pas davantage de différence appréciable dans le développement des testicules, ni des autres organes sexuels internes.

9. *Notice de* MATAUSCH *sur les Membracidæ* (1911). — Chez divers Membracides de petite taille *(Carynota, Telamona, Thelia, Glossonotus)*, MATAUSCH a relevé la coïncidence entre la présence de larves parasites (non déterminées, ni même caractérisées comme larves d'hyménoptères ou de diptères) et des malformations ou des arrêts de développement des organes sexuels externes.

Il y a là un cas intéressant, à rapprocher peut-être de la castration parasitaire de *Typhlocyba* étudiée par GIARD, comme l'insinue le professeur WHEELER, mais il demeure trop mal connu pour être de quelque utilité.

MATAUSCH fait remarquer que les homoptères parasités dont il s'agit ne supportent pas la captivité; les parasites eux-mêmes meurent dans l'hôte avant d'avoir achevé leur développement; ils détruisent (?) les organes sexuels internes.

Cette revision bibliographique a été allégée intentionnellement de plusieurs publications qui concernent les seuls crustacés, ou qui, bien que relatives aux insectes, ne traitent de la castration proprement dite que très secondairement. Les plus importants de ces travaux sont d'ailleurs cités ou même analysés dans le mémoire de WHEELER (10).

B. Aperçu général des phénomènes de castration indirecte d'après le matériel utilisé dans le présent travail.

a. Remarques sur les actes instinctifs qui sont en rapport avec la fonction reproductrice.

Un des exemples topiques du retentissement du parasitisme sur ces sortes d'actes, c'est le fait que, d'après les observations de SCHNEIDER, les

Bombus reines sphérularisés [1] ne fondent pas de colonie. Telle est en effet la règle. Aussi, à partir d'une certaine époque que SCHNEIDER a peut-être trop précisée, car elle varie avec la localité et les conditions climatériques de l'année, on ne trouve, volant sur les fleurs, que des reines parasitées, les normales étant alors occupées dans leur nid.

Mais le penchant à la nidification n'est aboli que pour un degré assez marqué d'épuisement. On peut rencontrer des reines sphérularisées butinant sur les fleurs en même temps que des reines normales et ayant comme celles-ci l'appareil de récolte chargé de pollen (Gemert, milieu de mai). Ces mêmes reines, d'ailleurs, ont des ovaires à peu près normaux : les parasites n'ont produit chez elles ni une castration prononcée, ni la suppression d'actes qui doivent être déterminés, au moins en partie, par l'état des gonades.

On doit donc admettre avec LEUCKART que des reines parasitées parviennent exceptionnellement à fonder une colonie.

b. Remarques sur les caractères sexuels secondaires.

Le matériel utilisé pour le présent travail est médiocrement favorable pour une étude rigoureuse des modifications que les caractères sexuels secondaires peuvent subir, du fait du parasitisme. Il s'agit le plus souvent de larves qui sont tuées par les parasites avant le modelage définitif des caractères imaginaux (larves de coléoptères, de lépidoptères parasitées par des diptères ou des hyménoptères endoparasites), de larves assez peu éprouvées par le parasitisme pour que leur dernière transformation en soit à peine troublée, ou d'adultes infestés quand toutes leurs formes sont arrêtées. Il faut dire en tout cas que ce matériel n'a rien montré qui ne confirme dans leur généralité les conclusions de WHEELER, relativement à l'indépendance des caractères sexuels primaires et secondaires.

Le cas particulièrement intéressant de *Forficula auricularia* infesté par les grégarines demanderait à être examiné de plus près.

Nous venons de voir, en rappelant la note de BRINDLEY et POTTS (10), que ces observateurs ont trouvé, parmi les mâles de cette espèce, des individus macrolabes infestés et des individus microlabes indemnes, double résultat pleinement confirmé par ce que l'on constate à Gemert. Tel quel il

---

[1] On dit couramment : des andrènes stylopisées, et tout le monde trouve que c'est très court et très clair. Pourquoi ne pourrait-on pas dire, en se servant de la même désinence afin d'éviter toute confusion avec les termes de la systématique, des bourdons sphérularisés, des forficules grégarinisées.... ?

suffit, il est vrai, à infirmer l'assertion de Giard, pour qui la présence et même le nombre des grégarines pourraient être conclus de la seule forme de la pince. Mais suffit-il aussi pour démontrer rigoureusement que la forme microlabe, forme si manifestement réduite, n'implique pas une parasitation très précoce par des grégarines dont l'action épuisante aurait pu, à une époque favorable, influencer les ébauches de la pince, et dont l'organisme se serait ultérieurement débarrassé? Suffit-il pour établir que les individus macrolabes, chez qui on trouve des grégarines, n'ont pas été, au contraire, envahis tardivement, quand la forme des organes était fixée? Une réponse ferme à ces questions ne pourrait être cherchée que dans une étude un peu complète des interrelations entre la forficule et la ou les grégarines qui l'infestent.

La contamination tardive peut être appuyée sur des faits. Par ce que l'on sait des grillons domestiques, dont les adultes se contaminent aisément en mangeant les cadavres ou les déjections de leurs congénères grégarinisés, on pouvait prévoir que la même chose se passerait chez les forficules, qui ont des mœurs très comparables. Et effectivement, il a suffi de faire manger à des forficules qui étaient toutes adultes et, au moins pour le grand nombre, indemnes, des intestins de forficules parasitées, pour que deux mois après tout le lot eût des grégarines [1].

D'autre part, la contamination précoce est aussi très fréquente : on trouve déjà des kystes chez des larves qui n'ont pas encore de fourreaux alaires et qui doivent, par suite, subir au moins deux mues. Il faut même dire que dans certaines stations la proportion des individus parasités s'est montrée parfois plus élevée pour les larves que pour les jeunes adultes, mais ce résultat ne s'est pas maintenu dans toutes les explorations. L'hypothèse que des individus infestés à l'état de larve se débarrasseraient de leurs parasites à l'époque de la dernière mue n'est donc pas prouvée, pourtant les constatations faites chez les termites (Grassi et Sandias) ne permettent pas de la regarder comme invraisemblable.

Il se pourrait donc, à la rigueur, que la réduction de la pince, chez les forficules microlabes, fut imputable à une parasitation très précoce, mais temporaire. Ainsi s'expliquerait qu'à Gemert, où le nombre des individus ayant des grégarines a été très élevé en 1912, il y ait eu en même temps

[1] Inutile d'ajouter que les grégarines n'étaient pas également abondantes ni également avancées dans leur évolution chez tous les individus. Il semble qu'un petit nombre des insectes mis en observation se soit contaminé dans le repas originel, et que la contamination des autres ait eu lieu successivement par les déjections ou les cadavres de ceux-là.

une telle prédominance d'exemplaires microlabes que les macrolabes étaient de vraies exceptions [1].

Mais une telle influence parasitique, si elle était réelle, ce qui paraît plus que douteux, ne pourrait être interprétée que dans le sens indiqué déjà d'un effet dépendant, avec l'altération des gonades, d'une même cause commune, l'affaiblissement général.

c. Castration parasitaire proprement dite, ou altération parasitaire des gonades.

Suivant la remarque déjà faite par J. Pérez et répétée par Giard et Bonnier, les altérations parasitaires des gonades varient entre des limites très étendues avec un assez grand nombre de circonstances, dont les unes tiennent au parasite, d'autres à l'hôte. Les formules par lesquelles on cherche à les exprimer pèchent aisément par excès de précision et finissent par ne traduire que des faits individuels, si on y presse la rigueur des détails, ou par excès de vague, si on veut leur laisser une certaine élasticité. Ce qui reste toujours vrai, c'est que les phénomènes se présentent comme des symptômes d'un affaiblissement organique pouvant offrir tous les degrés; le parasite agit en accaparant à son profit les matériaux nutritifs, ou les réserves qui devaient pourvoir au plein développement somatique d'abord et germinal ensuite.

Deux cas principaux sont à distinguer.

α. *L'hôte est une larve.*

On peut énoncer comme règle assez générale que l'altération des gonades est peu ou pas marquée.

[1] Voici à titre d'exemple le résultat fourni par l'exploration de 102 exemplaires, larves et adultes, pris au hasard (milieu d'août) :

larves :	sans grég.	34
	avec grég.	25
adultes femelles :	sans grég.	12
	avec grég.	9
adultes mâles microlabes :	sans grég.	16
	avec grég.	4
adultes macrolabes :	sans grég.	1
	avec grég.	1
		102

Chez une chenille d'*Acronycta aceris* abondamment parasitée par *Compsilura concinnata*, dont l'épithélium intestinal était déjà ravagé, les testicules avaient les dimensions et l'aspect extérieur ordinaires. Les coupes qui en ont été faites sont elles-mêmes à peu près normales : éléments bien conservés, des spermatogonies en division, beaucoup de spermatocytes I en voie d'accroissement ou de préparation aux divisions maturatives. Il y a des dégénérescences parmi les spermatogonies et les spermatocytes jeunes, mais elles ne dépassent pas la proportion où elles se montrent fréquemment même dans les gonades de chenilles normales. Une enveloppe de cellules adipeuses existe, comme à l'ordinaire, autour de l'organe.

La chenille d'*Evetria resinella*, parasitée par un Braconide grégaire d'espèce non déterminée, a donné lieu à des observations analogues, mais un peu plus complètes. Cette chenille, que l'on n'a que trop l'occasion de se procurer en nombre dans les *galles résineuses* des pins, est une de celles chez lesquelles le parasitisme détermine un retard évolutif très marqué, d'où résulte un triage spontané du matériel d'observation.

Si on dissèque un mâle [1] avant qu'il ait laissé voir aucun indice d'affaiblissement, on trouve, tant que le nombre des parasites n'est pas très élevé, que les gonades sont dans le même état, macroscopiquement et microscopiquement, que chez une chenille normale.

Lorsque les parasites sont nombreux, ou lorsque l'examen est fait un peu tard, l'aspect macroscopique n'est pas modifié et les coupes peuvent montrer encore des cinèses, au moins dans les zones de multiplication, mais on y remarque en même temps des dégénérescences et des nécroses donnant lieu à des résorptions locales plus ou moins importantes; on y trouve aussi des anomalies, telles que des fusions syncytiales; les massifs syncytiaux offrent parfois cette particularité que les noyaux y sont distribués périphériquement avec une véritable régularité et subissent des modifications structurales synchrones.

Si l'exploration n'est faite qu'après la sortie spontanée des parasites, les dégénérescences sont plus nombreuses; il reste néanmoins beaucoup de plages à structures normales.

En somme, le testicule larvaire consommant peu, en l'absence du fonctionnement intense qui ne doit survenir que plus tard, se trouve équivalemment doué d'une immunité relative vis-à-vis des emprunts nutritifs faits

[1] Les gonades mâles transparaissent aisément sous la peau, grâce à leur teinte sombre.

à l'organisme, ou même, comme le montre le cas d'*Acronycta*, vis-à-vis de l'inédie à laquelle il peut être réduit par l'état de l'épithélium intestinal. Évidemment, cet état de choses ne saurait se maintenir, mais nous avons vu ailleurs (PANTEL, 10, p. 173) que dans de telles conditions le parasite accélère sa maturation, devient sarcophage et tue la chenille avant que les éléments du testicule aient eu le temps de réagir.

La rareté du matériel et la difficulté de reconnaître les ovaires larvaires, au milieu des lobes adipeux qui les dissimulent, n'ont pas permis d'étudier parallèlement la gonade femelle.

β. *L'hôte est un adulte.*

L'altération des gonades prend la forme d'un simple arrêt de développement, ou d'une dégénérescence en masse.

1. Dans le premier cas, les organes sont de dimensions réduites, ne produisent pas ou ne produisent que peu de cellules sexuelles définitives, et les dégénérescences, sans s'y généraliser proprement, tendent à y devenir fréquentes. C'est le plus faible degré des dommages saisissables. Il correspond, de la part de l'organisme parasité, à une immunité relative, qui peut se rattacher principalement à deux circonstances : a) au sexe, b) à l'époque de l'infection.

a) Toutes choses égales, la gonade mâle paraît être moins sensible à l'influence du parasitisme que la gonade femelle. Dans une forficule mâle hébergeant une larve III de *Bigonichœta*, seule ou même accompagnée d'un *Mermis*, les deux testicules peuvent encore présenter l'aspect extérieur des organes normaux, alors que dans une femelle les mêmes parasites détermineraient un dépérissement prononcé des ovaires. C'est une confirmation des faits déjà signalés et très bien expliqués par J. PÉREZ (86) chez les *Andrena* stylopisés. Il faut dire pourtant que la comparaison ne donnera ces résultats qu'à la condition de porter sur des organes saisis dans la *même phase* d'évolution et d'activité, plutôt que sur des individus de même âge.

b) Une parasitation précoce, survenant à une époque où les gonades ne sont pas encore entrées dans leur phase de grande activité, passera presque inaperçue s'il s'agit d'un ♂ (forficules parasitées par des *Mermis*, des grégarines) et donnera aisément lieu à un arrêt de développement bien caractérisé s'il s'agit d'une femelle.

L'arrêt de développement est aisé à constater chez des femelles actuel-

lement adultes, mais qui ont été envahies par le ou les parasites à l'état de larves. Parmi des *Leptynia* adultes hébergeant des larves de *Thrixion* en même nombre et aux mêmes stades d'évolution, on en trouve certains dont les ovaires ne sont ni développés ni proprement flétris, et d'autres chez lesquels ces organes sont dans un état de dépérissement visible; la différence ne peut tenir aux emprunts des parasites, qui ont été les mêmes, elle tient à ce que les individus le moins éprouvés avaient été parasités avant la dernière mue, et les autres après; on peut s'en assurer en tenant compte de quelques circonstances de détail (état du tégument, présence ou absence des coques, etc.).

Le phénomène d'arrêt se montre également chez des femelles envahies à l'état adulte, mais durant leur jeunesse et longtemps avant la maturation des premiers œufs. Un exemple topique à citer à ce sujet est celui des *Bombus* reines sphérularisés, qui fera ci-après l'objet d'un examen un peu détaillé.

Comme on le voit par ces remarques, le stade des ovocytes trouvés en dégénérescence chez une femelle parasitée peut fournir une indication sur l'époque de la parasitation. Aussi Brunelli (05) s'appuie-t-il sur la dégénérescence exclusive d'œufs âgés, chez les termites reines, pour juger qu'ils ont été envahis quand déjà ils avaient des ovarioles développés. Il faut pourtant noter à cet égard que l'indication n'a pas une valeur absolue; les premiers œufs qui dégénèrent, chez les *Bombus* sphérularisés, peuvent être très inégalement développés, suivant les individus, bien que la parasitation remonte à la même époque, ou se place du moins à une époque de vie peu active où les ovarioles demeurent longtemps dans le même état. L'état des ovarioles au moment où les dégénérescences y apparaissent n'est pas rigoureusement le même qu'au moment de l'invasion; il n'y a pas eu arrêt de développement au sens strict du mot, mais ralentissement de croissance.

2. Dans les cas où l'altération des gonades prend la forme d'une dégénérescence en masse frappant à la fois un grand nombre d'éléments, ces organes offrent macroscopiquement une réduction de taille et une altération de forme telles qu'il peut être malaisé de les identifier, dans les dissections. Microscopiquement, on y trouve des nécroses et des résorptions tendant à se généraliser dans des parties considérables ou dans la totalité de la gonade; on peut y trouver aussi des anomalies cytopathologiques variées : fusions de divers ordres, cinèses irrégulières, etc.

Ces symptômes aigus accusent, du côté de la défense organique, un fléchissement dont il est intéressant de rechercher les causes.

Or, on reconnaît que ce fléchissement survient surtout dans deux circonstances : a) lorsque le parasite est relativement peu épuisant, mais est présent en nombre et continue ses emprunts à l'époque où les exigences propres des éléments sexuels sont plus impérieuses; b) lorsque le parasite devient brusquement très épuisant.

a) Quand le parasite, simplement plasmophage ou hémo-stéatophage, évolue lentement sans passer par une phase de métabolisme intense, ses emprunts tendent à être couverts par les apports alimentaires, ou du moins l'organisme lutte durant tout un temps pour y faire face au moyen de ses réserves : on peut remarquer de l'amaigrissement avant de constater des dégénérescences en masse dans les gonades. Le cas se présente au moins parfois chez les *Leptynia* thryxionisés. Les dégénérescences finissent néanmoins par survenir lorsque l'innocuité relative des parasites est compensée par leur nombre, ou lorsqu'ils aggravent leurs emprunts (dernière maturation des larves). Elles surviennent aussi lorsque, dans les gonades, les éléments sexuels sont entrés dans une phase où leur métabolisme propre est rapide, et c'est précisément pour cela que, d'ordinaire, les ovocytes les plus gros sont aussi ceux qui fléchissent les premiers.

b) S'il s'agit d'un parasite dont la dernière maturation comporte une phase de métabolisme intense, son action, après être restée inaperçue durant toute une période de vie lente, se manifeste à l'époque de la suractivité par un brusque dépérissement des gonades de l'hôte. C'est ce qui arrive chez les forficules parasitées par la larve de *Bigonichæta*. Tout se passe, dans ce cas, comme si la transformation des réserves exigeait trop de temps pour que les ravages parasitaires puissent être conjurés par cette voie; la défense fléchit et ce sont les gonades qui éprouvent directement les effets de l'épuisement.

En résumé, les altérations qui constituent la castration parasitaire proprement dite peuvent se présenter sous une forme *atrophique*, caractérisée par un arrêt, plus exactement par un ralentissement évolutif, ou sous une forme *nécrotique*, comportant la destruction en masse d'un nombre considérable, parfois même de la généralité des cellules sexuelles, ces deux formes n'étant d'ailleurs que les termes extrêmes d'une série continue comprenant tous les intermédiaires. L'atrophie correspond à un épuisement parasitaire

plus ménagé et plus lent, la nécrose massive à une action plus brutale et plus rapide. Dans les deux l'organisme lutte pour maintenir son intégrité, et les résultats de la lutte, favorables dans le cas de l'atrophie, malheureux dans celui de la nécrose massive, peuvent être considérés comme inscrits à chaque époque dans la structure microscopique de la gonade en castration.

Cette structure n'ayant guère attiré l'attention, jusqu'ici, on cherchera, dans les derniers paragraphes de ce chapitre, à en donner des exemples un peu détaillés; mais il ne sera pas inutile de faire auparavant quelques constatations sur les forficules infestées par les grégarines.

C. Données sur le cas particulier de « Forficula auricularia » infesté par des grégarines.

L'influence gonotomique des protozoaires intestinaux n'étant connue encore, semble-t-il, que par les recherches de Grassi et Sandias et par celles de Brunelli sur les Termitides, il y aurait un intérêt réel à l'étudier dans d'autres groupes, et la forficule ordinaire, abondamment infestée à Gemert par une ou plusieurs espèces de grégarines [1], se présenterait au premier aspect comme un objet favorable. On entrevoit en effet que les grégarines ne doivent exercer à une époque donnée qu'une action modérément nocive, beaucoup moins nocive en tout cas que celle de la plupart des métazoaires parasites, mais prolongée durant une grande partie de la vie de l'hôte. Et cette double circonstance devrait se prêter à dresser un tableau particulièrement net et complet des symptômes parasitiques successifs. En fait, les signes d'affaiblissement observables chez des insectes à moitié domestiqués, comme la forficule, relèvent souvent de causes multiples, et il est malaisé d'isoler, dans l'effet général, la part propre des grégarines. Les quelques constatations qui suivent ne peuvent être considérées que comme un ensemble de données préliminaires demandant à être complété.

1. *Larves à divers stades.* — A Gemert on trouve abondamment, de la fin du printemps à la fin de l'été, des larves de forficules à divers stades, hébergeant dans leur médiintestin des sporadins et des syzygies

[1] Les sporadins et les syzygies sont de forme et d'aspect général très divers

parfois très gros et très nombreux, qui se remarquent aisément par transparence à la simple dissection. Suivant les hasards de la chasse, la proportion des individus parasités est inférieure, égale ou supérieure à celle des individus indemnes.

Il est à peu près impossible de saisir des marques un peu nettes d'affaiblissement parasitaire.

Chez les femelles, dont le médiintestin n'est souvent qu'un sac à grégarines, le corps adipeux paraît normal; les ovaires, bien que très petits, sont en pleine prospérité : belles structures partout et nombreuses figures de division parmi les cellules épithéliales, témoignant d'un actif mouvement de croissance.

Chez les mâles, les testicules sont turgides et peuplés d'éléments normaux; les dégénérescences n'y sont pas plus abondantes que chez les individus normaux.

2. *Adultes jeunes.* — Tout s'y présente en gros comme chez les larves, mais l'évolution générale des gonades est plus avancée. Les ovaires, toutefois, n'évoluent qu'avec une extrême lenteur (caractère spécifique); aussi ne voit-on que peu de figures de division parmi les cellules épithéliales. Les testicules sont quelquefois tout à fait normaux. D'autres fois on y rencontre, avec des dégénérescences relativement rares, de très nombreuses anomalies ou des images indiquant un état pathologique très accusé : colonies de gros auxocytes perdues au milieu des faisceaux de spermies mûres, groupes d'auxocytes dans des cystes de spermatides, mélange désordonné des figures de division les plus disparates, colonies de gros éléments très gonflés, à structure obsolète, représentant probablement des spermatocytes I à la diacinèse, que l'on trouve rejetées parmi les faisceaux de spermies adultes.

3. *Adultes ayant passé l'hiver.* — Presque tous les mâles qui ont pu être capturés au commencement du printemps (une dizaine seulement) avaient le médiintestin encombré de grégarines. Macroscopiquement, les testicules étaient très rapetissés, surtout dans la région apicale. Microscopiquement, leur contenu ne montrait qu'un reliquat désordonné de spermies adultes et d'éléments en dégénérescence ou anormaux, souvent impossibles à identifier, englobant çà et là quelques colonies de spermatocytes relativement bien conservés. La vésicule séminale était remplie de sperme normal et une copula a été observée.

Les femelles étaient incomparablement plus abondantes que les mâles et presque toutes avaient des grégarines. Sur le nombre il s'en est trouvé de malingres dont les ovaires étaient dans un état de visible dépérissement, à chambres très petites, d'un aspect hyalin très anormal. Chez la plupart, toutefois, les ovaires contenaient des œufs mûrs ou des corps jaunes, indice d'une ponte récente, et dans ce cas il existait dans chaque ovariole (ceux de l'extrémité antérieure de la trompe exceptés) un œuf de remplacement en voie de croissance rapide, témoignant d'une reprise de l'ovogénèse.

Nous nous trouvons ainsi en présence de résultats difficiles à concilier avec ce qui a été dit plus haut de la résistivité relative des deux sortes de gonades. Il semblerait en effet qu'ici les testicules ont subi une castration parasitaire prononcée à laquelle les ovaires ont au contraire échappé.

Mais, pour apprécier exactement la part du parasitisme dans le délabrement des testicules, il faudrait connaître auparavant celle qui peut revenir à la sénilité. Les mâles dont il s'agit étaient, semble-t-il, les derniers représentants d'une génération qui, après avoir passé l'hiver, était en train de disparaître. Quant aux femelles, leur abondance même et l'état de prospérité de leurs organes reproducteurs montrent qu'elles ne devaient céder la place aux nouvelles générations que plus tard, après une ou plusieurs pontes [1].

Quelques rapides explorations de forficules gardées en captivité montrent que les dégâts subis par les gonades s'accentuent très vite lorsque l'insuffisance du régime se superpose à l'action des parasites.

Tout cet ensemble d'indications incline à faire admettre en gros que l'influence des protozoaires intestinaux est très bien supportée par les forficules. Il serait sans doute inexact de la tenir pour nulle, mais elle est faible; il semble qu'elle consiste principalement à accentuer l'action nocive des autres causes d'épuisement, telles que la sénilité ou la captivité [2].

---

[1] La longévité plus grande des femelles est à rapprocher du fait qu'elles n'arrivent que tardivement à la maturité sexuelle; leurs ovaires sont très peu développés à la dernière transformation et n'évoluent à partir de là que très lentement, tandis que chez les mâles on trouve des spermies mûres avant la dernière mue.

[2] Voir à l'appendice les remarques complémentaires concernant la forficule.

D. Étude cytologique de la castration parasitaire indirecte chez le mâle de « Forficula auricularia » parasité par un Mermithide et par la larve de « Bigonichæta setipennis ».

a. Forme atrophique de la castration.

Les forficules mâles parasitées exclusivement par un *Mermis*, ou simultanément par ce nématode et une larve encore peu épuisante de *Bigonichæta*, constituent un matériel assez favorable pour l'étude des effets ménagés de la castration. Les coupes ici utilisées sont principalement empruntées à un exemplaire capturé en août dans ces dernières conditions.

Un premier coup d'œil sur ces coupes fournit d'abord ce renseignement qu'il s'agit de testicules à peine ou pas du tout réduits dans leurs dimensions générales, et fonctionnels : toute la moitié basale y est occupée par des faisceaux de spermies prêtes à descendre; cependant il n'y en a pas dans le canal déférent, d'où l'on peut conclure que le fonctionnement n'était pas très actif. Dans la moitié apicale, les éléments se succèdent suivant l'ordre ordinaire sans offrir, pour le très grand nombre, rien d'insolite; mais par places on remarque des altérations ou des anomalies trop abondantes pour qu'il ne soit pas tout naturel de les imputer, au moins en partie, au parasitisme. En partie seulement, car il est juste de noter que les gonades d'autres individus parasités par un *Mermis* ont été trouvées normales, et que par contre des altérations très comparables à celles dont il s'agit ici ne sont pas très rares chez des forficules non parasitées.

Ces altérations peuvent appartenir à une triple catégorie : dégénérescences isolées ou peu généralisées, anomalies évolutives, retard évolutif.

α. *Dégénérescences.*

1. Les plus fréquentes comme les plus aisées à remarquer portent sur des éléments au repos, surtout sur des spermatogonies II et des spermatocytes I en voie d'accroissement. Elles se signalent par tout un ensemble de caractères d'ailleurs variables : oblitération des structures, fusion de parties homogénéisées, isolement dans un vide de rétraction, manière d'agir sur les matières colorantes.

Les cellules atteintes sont rarement disséminées par unités parmi les éléments normaux; le plus souvent elles constituent des îlots hétérogènes creusés de vacuoles et bariolés de restes hyperchromatiques. Parfois ce sont des cystes entiers qui se dépeuplent par dégénérescence; la forme du cyste peut alors se conserver, surtout s'il s'agit de spermatocytes avancés ou de spermatides, mais son contenu se résorbe au point de n'être plus représenté que par un petit nombre d'éléments devenus flottants.

Des dégénérescences peuvent se montrer à toutes les profondeurs, surtout parmi les spermatocytes jeunes; pourtant on les rencontre de préférence dans la région axiale des cæcums testiculaires. On remarque même que, sur tout un tronçon assez étendu en longueur, les éléments sont atteints, bien qu'ils se trouvent à des stades divers et que, si les phénomènes étaient allés jusqu'à la résorption complète, comme dans le cas des cystes tout à l'heure mentionnés, il aurait apparu dans le testicule une lumière longitudinale circonscrite pas des cystes irrégulièrement érodés. Sans insister sur le caractère irradiant de ces phénomènes pathologiques, caractère que nous retrouverons plus loin, notons que leur tendance à se localiser dans les parties profondes d'un organe massif comme la gonade mâle indique bien qu'ils doivent être rattachés immédiatement à une insuffisance nutritive : les éléments profonds ne reçoivent, en fait de matériaux utiles, que les restes des éléments périphériques et, dans le cas d'un appauvrissement général, ces restes tendent à devenir insuffisants.

Chez les spermatogonies jeunes, les premières phases de la dégénérescence se succèdent parfois avec une certaine régularité, et les images qui leur correspondent peuvent être considérées comme assez caractéristiques, FIG. **12***t*.

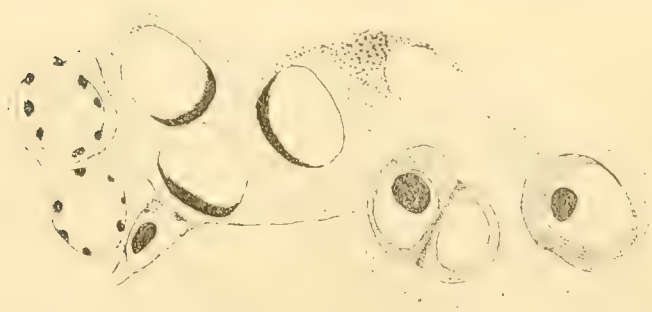


FIG. **12***t* Spermatogonies jeunes en dégénérescence chez *F. auricularia*. — Gr. : apochr. 2 × 12.

A gauche, après deux spermatogonies normales et un noyau cystique, trois noyaux à condensation unilatérale des chromosomes; à droite, contraction en boule de la cupule chromatique précédente et rétraction générale du cytoplasme portant sur des cellules isolées ou groupées.

A l'état normal, le noyau de ces éléments a la forme d'une vésicule claire où les chromosomes sont individualisés sous la forme de blocs relégués à la

périphérie; leur corps cytoplasmique a une structure fine et s'applique intimement contre les éléments voisins, d'ordinaire sans limites discernables. Les premiers indices de maladie se montrent dans le noyau. Les chromosomes s'y réunissent en un corps homogène ayant la forme d'une lentille convexe-concave, s'appliquant exactement par sa face convexe contre la membrane nucléaire et se montrant de profil comme un croissant. Une sphérule complémentaire existe souvent contre la face concave. L'orientation du croissant est quelconque, sa colorabilité est celle de la chromatine [1]. Il semble, à en juger par la fréquence des images qui lui correspondent, qu'il se maintienne assez longtemps.

La condensation du cytoplasme marque une phase ultérieure de la dégénérescence : un vide de rétraction apparaît entre le contour polygonal qui correspond aux limites anciennes de la cellule et son contour arrondi actuel. La teinte devient plus sombre. Souvent, deux ou plus de deux éléments sont soudés en un tout, à l'intérieur d'une même auréole.

A partir de là les apparences dégénératives s'accentuent et se diversifient. Ordinairement la masse lenticulaire devient globuleuse, tout en demeurant périphérique par rapport à la vésicule du noyau, perd sa colorabilité et se creuse d'une grande vacuole, si bien que l'élément ou, si l'on veut, son cadavre [2], se montre comme un simple amas de substance grise (dans les Heidenhain), où l'on distingue une cavité correspondant à l'ancienne vésicule nucléaire et, intérieurement à cette cavité, une masse globuleuse plus petite, souvent excentrique, qui dérive du corps chromosomique et est aussi, généralement, vacuolisée.

Un peu plus tard toute distinction disparaît entre les parties d'origine nucléaire et celles d'origine cytoplasmique et le tout se résorbe progressivement.

Une variante de ce type de dégénérescence consiste en ce que les masses chromatiques, au lieu de se condenser au début en un corps lenti-

[1] Zwliger (1906) a signalé l'existence çà et là, dans la région germinale des testicules normaux, des cellules où l'état de la chromatine, qui est assemblée périphériquement, semble indiquer des dégénérescences : « Das Chromatin dieser Zellen liegt an einer Stelle der Kernperipherie » (op. cit., p. 6). La fig. 8, à laquelle l'auteur se réfère, montre qu'il s'agit bien du type de dégénérescence ci-dessus décrit.

[2] Il serait sans doute difficile de décider si des images de cette nature se rapportent à des états *nécrobiotiques* (de la cellule malade) ou à des états *nécrotiques* (de la cellule morte) au sens défini par Klebs et Israël (1889 et 1895, cités d'après Bouin, 97).

culaire, forment à la périphérie du noyau une zone continue, qui se dégrade irrégulièrement vers l'intérieur [1].

Chez les éléments plus avancés, et tout particulièrement chez les spermatocytes au stade *leptonema* (Grégoire), l'élément chromatique tout entier, chromatine et substratum, se condense de bonne heure en une boule homogène qui semble auréolée de blanc, tant que la vésicule nucléaire demeure distincte. Le cytoplasme se condense, en dehors de l'auréole, en une zone peu épaisse. L'ensemble ainsi constitué subit des modifications diverses (fusion de parties hétérogènes, apparition de vacuoles bulleuses ou d'enclaves hyperchromatiques) et se résorbe lentement.

2. La dégénérescence peut saisir les éléments en plein mouvement caryocinétique, cette circonstance se rattachant peut-être à une aggravation particulièrement soudaine des emprunts parasitiques. Ce sont, comme il fallait s'y attendre, les stades les plus persistants de la caryocinèse qui offrent des exemples d'altération pathologique : les métaphases spermatogoniales, les diacinèses, les métaphases spermatocytaires.

Une circonstance caractéristique, commune aux divers cas observés, c'est que les chromosomes malades perdent leur forme spécifique et se portent les uns sur les autres en donnant lieu à un amas irrégulier. Le processus est particulièrement remarquable dans les figures diacinétiques, où la forme de départ est celle d'anses sensiblement allongées, éparses dans la cavité nucléaire : ces anses se ramassent sur elles-mêmes, comme si la figure métaphasique allait se constituer, seulement la membrane ne disparaît pas, le fuseau ne se constitue pas et les chromosomes se portent simplement les uns sur les autres en formant un amas où ils deviennent bientôt indistincts. Les phases ultérieures n'ont pas été suivies.

β *Anomalies évolutives*

A côté des dégénérescences, qui témoignent d'un fléchissement dans la résistance des éléments paternels à l'épuisement parasitaire, on rencontre de fréquentes anomalies évolutives, dans lesquelles on pourrait voir comme des indices d'une déviation pathologique des actions internes qui règlent les processus spermatogénétiques.

[1] Bouin (97) a déjà signalé chez les vertébrés un genre d'altération nucléaire très analogue, consistant en ce que la région chromatique se fusionne en boules susceptibles de « se rassembler à la face interne de la membrane nucléaire sous la forme d'un revêtement continu » (op. cit., p. 120)

Quelques-uns de ces phénomènes sont nettement caractérisés comme anomalies : tels ceux qui ont rapport à l'apparition et à l'évolution d'éléments géants; d'autres demeurent douteux tant qu'une connaissance plus complète de la spermatogénèse de l'espèce ne permettra pas un triage justifié du normal et de l'anormal : c'est tout ce qui a trait à la variabilité chromosomique.

1. Variabilité chromosomique (?). — Il semble que, chez *Forficula auricularia*, le nombre et la manière d'être des chromosomes, aux cinèses maturatives, présentent de remarquables fluctuations, à l'état normal. Sans remonter aux premiers observateurs qui déjà étaient en désaccord à cet égard (Carnoy, 1885, v. La Valette, 1887), les derniers biologistes qui se sont occupés de déterminer le nombre haploïdique chez cette espèce sont arrivés à des résultats différents :

Fig. 13*t*. Groupe de spermatocytes II en métaphase, montrant la variabilité numérique des chromosomes. — Gross. : apochr. 2 × 12. *A*, *B*, *C*, trois plaques équatoriales normales, respectivement de 13, 12, 11 chromosomes dont un, *g*, plus grand; — *D*, plaque double de 25 chromosomes, où *g* est répété; — *I*, intercinèse; — *cm*, condensation mitochondrienne.

De Sinéty (01) a trouvé 12 pour les spermatocytes I et II indifféremment;

Zweiger (06*a*, 06*b*) 12 (sans chromosome accessoire), 13 (un accessoire compris), 14 (deux accessoires compris) pour les spermatocytes I et II indifféremment;

Stevens (10) 12 pour les spermatocytes I, ordinairement 12 et exceptionnellement 11 ou 13 (la différence tenant au sort particulier d'un petit hétérochromosome) pour les spermatocytes II.

Les résultats fournis par le matériel parasité ici étudié peuvent se résumer dans le tableau suivant :

métaphase I, toutes les gonades étudiées : 13 chrom. [exceptionnellement 14 (?)];

métaphase II, plusieurs gonades : 13
une gonade : 12
une autre gonade : 13, 12, 11 dans le même cyste, fig. 13*t*.

Le parasitisme est-il impliqué dans cette variabilité? Cela paraîtra sans doute assez improbable; il n'y a pas lieu d'y insister.

La comparaison avec le matériel normal des mêmes localités qui ont fourni le matériel parasité sera faite dans un travail ultérieur, où l'on tiendra compte des différences individuelles entre les unités chromosomiques.

2. Eléments géants. — On a signalé dans la spermatogénèse des hexapodes diverses catégories d'éléments qui peuvent être compris sous cette dénomination générale.

1° C'est en premier lieu une variété proprement physiologique découverte par Montgomery (98) dans divers hémiptères du genre *Euschistus* et dont les caractères ont été récemment précisés par le regretté cytologiste (10). Chez ces espèces, une dimégalie spermienne régulière se montre déjà dans les spermatocytes I (toutes les spermatogonies sont de même taille), et se maintient jusqu'à la spermie inclusivement. Sur six follicules testiculaires, deux sont peuplés d'éléments beaucoup plus grands que les autres (¹). La dimégalie est particulièrement remarquable dans la tête des spermies définitives. Les différences sont volumétriques; elles tiennent aux quantités respectives de caryolymphe, de linine, de cytoplasme et de matériel mitochondrien qui relèvent directement de la nutrition et sont dues aux cellules nourricières (cellules de cyste). La constitution de l'appareil chromosomique et son évolution à travers toutes les phases de la maturation et de la transformation n'y sont pas intéressées.

Munson (06) a décrit chez un lépidoptère *(Papilio rutulus)* des faits analogues, dans ce sens du moins qu'il s'agit encore d'une dimégalie spermienne non pathologique. Ici seulement la différence de taille s'accuse déjà dans les spermatogonies et semble, par contre, disparaître durant la période de transformation, les spermies définitives se montrant toutes pareilles.

Une polymégalie ainsi entendue est étrangère à notre question.

2° Des éléments géants et tout spécialement des spermatides géantes, de nature bien manifestement tératologique, mais susceptibles d'évolution ultérieure, ont été signalés surtout chez les hémiptères (Henking, 94, *Pyrrhocoris;* Wilcox, 95, *Cicada;* Paulmier, 99, *Anasa;* Gross, 04, *Syromastes).* Ils ont été interprétés généralement comme des dérivés directs de la

(¹) Dans le dernier travail rappelé, Montgomery distingue même chez *Euschistus* sp. un follicule très distinct de tous les autres par la petitesse de ses éléments : il y a trimégalie.

spermatogonie par suppression des deux divisions maturatives (les plus grands, équivalents à quatre spermatides ordinaires), ou comme des dérivés du spermatocyte II par suppression de la dernière division (les plus petits). L'interprétation, qui paraissait hardie au début [1], a été confirmée successivement et les figures publiées à l'appui par PAULMIER ont pris rang parmi les données classiques de la spermatogénèse.

Pas plus que la précédente, cette forme d'éléments géants n'a été rencontrée dans les forficules étudiées.

3° Une autre, d'un caractère plus irrégulier et incompatible avec une évolution poursuivie jusqu'à la spermie définitive, consiste dans des syncytiums plus ou moins complexes résultant de fusions pathologiques. Un assez grand nombre de travaux relatifs à la spermatogénèse des hexapodes en mentionnent des exemples (MONTGOMERY, 98, *Euschistus* [syncytiums spermatocytiques]; VOINOV, 03, *Cybister* [fusion dégénérative de spermatocytes aboutissant à une résorption]; PANTEL et DE SINÉTY, 06, *Notonecta* [fusions de spermatocytes et de spermatides]) [2]. Les fusions peuvent porter sur des cellules quiescentes ou sur des cellules en voie de cinèse, ou du moins la caryocinèse peut survenir les complexes une fois formés; les figures, dans ce cas, sont irrégulières, le plus souvent pluripolaires, s'il s'agit des métaphases.

Des syncytiums de cette nature sont abondants dans les gonades atrophiques des forficules parasitées. Plusieurs figures tri- ou quadripolaires paraissent assez régulières. On pourrait les interpréter comme le résultat de fusions récentes survenues de manière à déterminer tantôt un simple rapprochement, tantôt une véritable coalescence des corpuscules centraux.

L'existence de telles fusions, chez des insectes que l'on ne peut envisa-

---

[1] « I am not aware that any one hitherto has suggested that the giant spermatozoa arise directly from spermatogonia, and *a priori* it seems, I admit, quite improbable; yet my *Cicada* preparations point very strongly to this conclusion » (WILCOX, 95, p. 9).

[2] MUNSON (06) mentionne chez *Papilio* : 1° des spermatogonies plurinucléées qu'il considère comme dérivées de mitoses inachevées; 2° des spermatocytes bi- ou trinucléés, à noyaux d'apparence normale, qui sont des éléments ordinaires à corps cytoplasmique non individualisé par suite d'un retard dans la plasmodiérèse; 3° des spermatides accidentellement binucléées. A propos de la figure 124, relative à ce dernier cas, l'auteur émet l'idée assez surprenante que l'un des noyaux pourrait n'être qu'un centrosome très accru : « It is not absolutely certain that one of the two bodies is not an enlarged centrosome » (op. cit., p. 89). Ne serait-il pas plutôt indiqué de chercher dans une autre direction, d'examiner p. ex. si les noyaux multiples, plus petits individuellement que le noyau normal, ne répondraient pas à de simples caryomérites individualisés en micronoyaux, comme dans le cas de *Notonecta* (PANTEL et DE SINÉTY, 06, fig. 162)?

ger que comme affaiblis, n'est pas favorable à l'idée émise par MONTGOMERY (98), que les syncytiums seraient amenés par une surnutrition.

4° Il existe enfin des éléments géants résultant de fusions que l'on peut appeler, par opposition aux précédentes, physiologiques, parce qu'elles ne paraissent pas exclure l'évolution ultérieure. VOINOV (03) avait déjà signalé ce genre d'anomalie chez *Cybister*, mais c'est chez *Forficula* qu'il semble se présenter surtout fréquemment, d'après les données de ZWEIGER (06$_a$, 06$_b$), aussi bien que d'après le matériel ici étudié.

ZWEIGER a trouvé deux spermatocytes offrant à la plaque équatoriale respectivement 24 et 26 chromosomes, au lieu de 12 et 13. La figure de 24 éléments était simple; celle de 26 formée de deux groupes de 13, bien distincts. L'auteur s'appuie avec raison sur cette dernière circonstance pour interpréter l'une et l'autre image comme des fusions inégalement complètes de deux noyaux ordinaires. Il admet que le complexe est susceptible d'évoluer et conduit à des spermies définitives de 24 et 26 chromosomes. La spermatide correspondante, qu'il a identifiée, contient 4 centrosomes et 4 filaments axiles, ceux-ci finissant par se réunir en un seul.

Les forficules parasitées permettent d'ajouter quelques données à celles de ZWEIGER.

Des plaques anomales rappelant celles de cet observateur ont été rencontrées en assez grand nombre aux métaphases I et II. La numération de leurs éléments a fourni, lorsqu'elle a été possible, les chiffres 26, FIG. **14**$_t$, $_D$, et 25, FIG. **13**$_t$, $_D$, le premier supposant l'association de deux noyaux pareils, comme dans les cas signalés par ZWEIGER, le second celle de deux noyaux non pareils, à 13 et à 12 chromosomes, ou tout au moins l'élimination d'un allosome (¹).

FIG. **14**$_t$. Une plaque équatoriale double, *D*, et une plaque normale, *N*, dans une même colonie de spermatocytes I, chez *F. auricularia*. — Gross. : Apochr. 2 × 12.

g, le grand chromosome; — *p*, les petits.

Les figures ne frappent l'attention que par leurs dimensions insolites, 12 μ au lieu de 6, et par leur richesse en chromosomes.

On pourrait se demander, en voyant reparaître dans ces figures le nombre diploïdique de l'espèce, si on n'aurait pas affaire simplement à des

(¹) Dans le cas d'une métaphase II (FIG. **13**$_t$) il est possible que le noyau actuellement en cinèse n'ait reçu à l'anaphase précédente que 25 chromosomes, par suite p. ex. de la non-division d'un allosome.

spermatogonies qui feraient très en retard leur dernière division en donnant d'emblée et sans réduction des spermatides géantes, comme dans les cas signalés p. ex. par WILCOX chez *Cicada*, ou par PAULMIER chez *Anasa*. L'idée serait déjà difficilement acceptable, il est vrai, en raison du duplicisme vu par ZWEIGER, mais d'autres détails encore indiquent bien qu'il s'agit de figures spermatocytiques.

En vue polaire, les chromosomes sont parfaitement indépendants entre eux et de forme arrondie, comme dans les spermatocytes, non reliés ni anguleux comme dans les spermatogonies. Comparés les uns aux autres, dans la même figure, ils montrent les mêmes différences de grandeur que ceux des spermatocytes normaux du même cyste, seulement à chaque chromosome de ceux-ci correspondent deux chromosomes exactement pareils de la figure anomale : les plaques typiques comprenant 1 chromosome notablement plus grand que les autres, 4 petits, 8 moyens, les plaques anomales en ont 2 grands, 8 petits, 15 ou 16 moyens (un des chromosomes moyens n'est pas doublé, dans la fusion d'un noyau à 13 et d'un noyau à 12) [1].

En vue latérale, toute la figure montre une parfaite régularité. Le fuseau est proportionnellement plus court que dans les cellules typiques. Les corpuscules centraux sont grands et font penser à une coalescence deux à deux des corpuscules apportés par les spermatocytes associés. A la métaphase I, les chromosomes se montrent couchés sur les filaments porteurs sous la forme de robustes diplosomes.

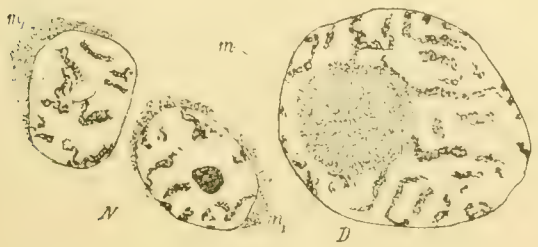


FIG. 15*t*. — Un noyau d'auxocyte géant, *D*, et deux noyaux normaux, *N*, de la même colonie, chez *F. auricularia*. — Gr. : apochr. 2 × 12.

m, condensation de matériel mitochondrien, appliquée sur le noyau anomal qui la déborde ; — m_1, la même condensation appliquée contre les noyaux typiques.

Resterait à assigner la date de la fusion. Les préparations qui contiennent les grandes plaques équatoriales montrent aussi quelques spermatocytes I aux stades *leptonema* ou *pachynema*, qui peuvent, vu leurs très grandes dimensions, être considérés comme doubles, FIG. 15*t*, *D*. Leur structure est très sensiblement celle

(1) La classification proposée par ZWEIGER pour les chromosomes de *Forficula* est un peu différente; dans les figures où ils sont au nombre de 13, cet observateur en distingue 3 petits, 1 moyen, 9 grands. Le principal écart de cette distribution par rapport à celle qui est adoptée dans le texte consiste en ce que ZWEIGER ne met pas à part la plus grande de toutes les unités chromosomiques, facile néanmoins à identifier dans toutes les figures.

des éléments normaux de leur cyste, avec seulement plus de variabilité dans le nombre et la manière d'être des corps nucléoliformes qui représentent vraisemblablement les allosomes. Rien ne fait supposer qu'ils ne soient pas appelés à se diviser en même temps que les spermatocytes simples. Mais parmi ces éléments on en trouve chez lesquels le gigantisme est associé à d'autres anomalies : défaut de synchronisme évolutif par rapport aux éléments typiques, morcellement du corps mitochondrien, apparition dans le corps cytoplasmique d'une volumineuse vacuole..., et ceux-ci font plutôt l'impression d'éléments condamnés à succomber.

Il se pourrait donc que des fusions se produisent de bonne heure, les complexes résultants continuant d'évoluer suivant le type ordinaire ou entrant bientôt en dégénérescence, sans doute suivant l'intensité des influences pathogéniques qui ont amené leur formation. Toutefois il semblerait que le plus grand nombre des fusions survienne seulement au voisinage ou à l'époque même des divisions maturatives; c'est l'hypothèse qui cadre le mieux avec la rareté des éléments géants dans les cystes au repos et avec leur fréquence vraiment marquée parmi les spermatides.

Les spermatides géantes peuvent se présenter isolées ou par petits groupes; il s'est même rencontré un cyste dont la population était constituée exclusivement par des spermatides géantes et par quelques spermatocytes attardés, en état de cinèse désordonnée. On voit ainsi reparaître, à propos des simples anomalies évolutives, la tendance à l'irradiation déjà signalée dans les dégénérescences, sur laquelle Bouin (97) a justement insisté dans sa belle étude des processus régressifs chez les vertébrés.

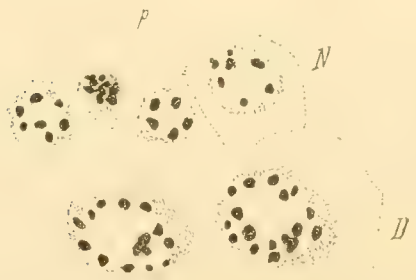


Fig. 16*t*. — Groupe de très jeunes spermatides au stade de la détente qui suit le tassement polaire chez *Forficula auricularia*. — Gr. : Apochr 2 × 12.

N, spermatide normale à chromosomes détendus; — *D*, spermatide double, même stade; — *tp*, spermatide normale à chromosomes encore tassés.

En général, les structures répètent assez exactement celles des éléments normaux pour qu'on puisse admettre avec Zweiger une évolution appelée à se poursuivre jusqu'à la spermie. Sont particulièrement remarquables à cet égard les stades jeunes, depuis le tassement polaire jusqu'à la nutation.

La fig. 16*t* reproduit un groupe de cellules dont l'une, *tp*, encore au stade du tassement, renseigne sur l'âge de la colonie. Les trois cellules normales de la série transversale supérieure, *N*, possèdent une volumineuse

vésicule nucléaire apparue rapidement, où se sont dispersés sans modifier leur forme les chromosomes sortis du tassement, et qui est environnée plus ou moins complètement d'une zone irrégulière de matériel mitochondrien; deux cellules doubles, *D*, ne diffèrent de ces éléments que par leurs dimensions et le nombre des chromosomes.

La FIG. **17**$_t$ est relative à un stade un peu plus avancé, où les chromosomes devenus anguleux se montrent reliés par des trabécules filamenteuses, et où le matériel mitochondrien est ramassé en une ébauche périaxile de forme globuleuse (¹). On voit immédiatement que dans le noyau double, *D*, les chromosomes doivent être deux fois aussi nombreux que dans le noyau normal, *N* (ils ne sont pas tous visibles sur le plan de la figure, parce que situés à diverses profondeurs).

FIG. **17**$_t$. — Noyau et ébauche périaxile d'une spermatide géante, *D*, et d'une spermatide normale, *N*, de la même colonie, chez *F. auricularia*. — Gr. : Apochr. 2 × 12.

L'ébauche périaxile (corps mitochondrien) est ordinairement simple, exceptionnellement double; son rapport de grandeur à la formation correspondante des éléments normaux est le même que celui des noyaux (8-14 μ contre 4). Au stade de la nutation, qui suit de très près celui auquel correspond la FIG. **17**$_t$ il existe une seule ébauche procéphalique, mais plusieurs blépharoplastes ou corpuscules centraux, donnant naissance à autant de filaments axiles qui, après un court trajet indépendant effectué à la surface de l'ébauche périaxile, forment par coalescence le filament axile définitif (²); parfois deux filaments courent sur deux côtés opposés du corps mitochondrien.

(¹) On se serait attendu à voir la forme réticulée du corps chromatique sortir directement du tassement polaire, ainsi qu'il arrive assez généralement; les préparations étudiées ne la montrent que plus tard, peut-être à cause des défectuosités de la technique, peut-être bien aussi parce qu'elle n'existe pas avant. Dans cette hypothèse il faudrait concevoir que les chromosomes se dispersent trop rapidement, dans la vaste vésicule nucléaire de nouvelle formation, pour qu'une partie de leur substance ait le temps d'imprégner les minces filaments achromatiques qui, sans doute, les unissent, cet effet ne se produisant que plus tard, au moment où se modifie la forme générale.

Aux stades jeunes, les chromosomes spermatidiaux sont presque tous périphériques. Dans les spermatides doubles, un petit groupe, formé de chromosomes particulièrement massifs et comprenant peut-être les deux grands éléments dont il a été question plus haut, semblent faire exception et restent intérieurs, FIG. **16**$_t$, D (les deux cellules de la série transversale inférieure), comme si leur masse faisait obstacle aux forces qui tendent à les rejeter à la périphérie.

(²) ZWEIGER a trouvé que dans les spermatides normales le filament axile naît de deux centrosomes accolés, sous la forme de deux filaments distincts qui se soudent bientôt en un seul, et que dans les spermatides géantes il naît pareillement de quatre centrosomes. Dans le matériel parasité ici étudié on reconnaît bien que les spermatides géantes possèdent, avant l'allongement du corps mitochondrien, plusieurs corpuscules blépharogènes, mais il n'a été possible d'en définir avec précision ni le nombre, ni la manière de faire.

γ. *Retard évolutif.*

On peut considérer comme un minimum des troubles atrophiques le simple retard dans les phénomènes évolutifs. Il est probable qu'un trouble de ce genre fait rarement défaut dans les gonades envisagées dans leur ensemble, dès que l'animal héberge un parasite même modérément épuisant, mais il n'est pas nécessairement incompatible avec une apparence normale des éléments et peut passer inaperçu; il devient manifeste dans quelques cas où il affecte spécialement certains cystes ou certaines parties de cystes.

1. Tandis que les gonades normales montrent une succession très régulière des stades évolutifs, les gonades affaiblies par le parasitisme contiennent souvent des colonies arrêtées à un stade jeune, dans une région où les colonies contemporaines ont continué d'évoluer. Des colonies spermatogoniales ou des cystes de spermatocytes I très jeunes se remarquent ainsi parmi des cystes avancés, où la première division maturative est imminente; des spermatocytes au stade *pachynema* se voient de même en pleine région spermatidienne.

2. Des phénomènes analogues, mais plus frappants encore en raison du synchronisme en quelque sorte mathématique qui règle l'évolution normale, se remarquent parmi les unités d'un même cyste. On trouve ensemble, dans la même enveloppe cystique : 1° les stades pachytène et diacinétique; 2° la diacinèse, la métaphase I et la télophase II; 3° l'intercinèse (Grégoire) [1], la métaphase II et une des phases de la spermatide; 4° la métaphase I et une des phases de la spermatide; 5° la métaphase II, la télophase correspondante et le stade à chromosomes détendus de la spermatide. Un retard plus marqué encore, observé une seule fois, concerne un groupe de spermatocytes I au stade *pachynema*, perdu dans un cyste de spermatides déjà parvenues au voisinage de la nutation.

b. Forme nécrotique de la castration, à dégénérescences rapides et tendant à se généraliser.

α. *Remarques générales.*

Le matériel d'étude est emprunté à des forficules adultes capturées en août, qui hébergeaient une larve III de *Bigonichæta* parvenue à sa phase de métabolisme intense et prête à abandonner son hôte.

---

[1] L'intercinèse comporte ici une reconstitution du noyau, ainsi qu'il a été reconnu par Zweiger; les chromosomes, toutefois, demeurent très distincts et conservent leur forme ramassée, Fig. 13*t*, I.

Macroscopiquement, les deux gonades sont dans un état de dépérissement extrême, très rapetissées, affaissées et chiffonnées, bien qu'elles ne soient pas directement lésées. Cet état de choses a dû survenir d'ailleurs avec une grande rapidité, à en juger par l'aspect à peu près normal des mêmes organes chez des forficules hébergeant une larve à peine plus jeune, sur le point d'entrer dans sa période de voracité.

Quelques circonstances observées dans le traitement des pièces indiqueraient déjà que le matériel est dans un état pathologique prononcé. Les coupes se font assez difficilement. Après fixation au Flemming et coloration à l'hématoxyline ferrique il est nécessaire d'insister beaucoup sur le différenciateur pour amener les éléments sexuels à une décoloration convenable.

A l'observation, on reconnaît que chaque testicule est réduit à l'état d'un double sac en grande partie vidé, dont la cavité n'est plus occupée que par un résidu hétérogène où, à côté des images normales et parmi elles, abondent les dégénérescences et les anomalies. Il y a, surtout par places, un mélange désordonné des stades spermatogénétiques les plus divers. Dans la région basale, existent des faisceaux embrouillés de spermies adultes, au milieu desquels flottent des cellules sexuelles et des cellules ou des noyaux cystiques devenus libres. Des amas de spermies enchevêtrées et crépues existent aussi dans le canal déférent.

L'idée qui se dégage de ce coup d'œil général est la suivante. Tant que le parasite a peu consommé, la gonade s'est maintenue dans un simple état de débilitation atrophique qui n'excluait pas tout fonctionnement, comme le prouve l'abondance des spermies encore présentes dans le canal évacuateur. Lorsque les emprunts parasitaires sont devenus brusquement plus lourds, les cellules, subitement rationnées, ont succombé en nombre ou ont été mises dans un état de réaction nécrobiotique manifesté par les anomalies, un petit nombre se maintenant néanmoins dans une condition d'intégrité au moins temporaire. Les cellules de cyste n'ayant pas échappé à la dégénérescence et à la résorption, les barrières qui isolaient les colonies se sont trouvées rompues et les éléments les plus divers, devenus flottants, ont pu rouler passivement les uns sur les autres sous l'action des pressions extérieures.

Entrons dans quelques détails au sujet des cellules sexuelles et des cellules de cyste envisagées séparément.

β. *Données sur les cellules sexuelles.*

1. Dans la région des spermatogonies les résorptions ont été nombreuses, car l'ensemble du contenu testiculaire s'y trouve réduit en quantité et isolé de l'enveloppe générale par de larges espaces vides. Malgré cela ce contenu offre une certaine apparence de bonne conservation, tenant en partie à ce qu'il est moins désagrégé que celui des zones à éléments plus avancés.

La FIG. **53** en reproduit une partie. On est assez surpris d'y remarquer un groupe de spermatogonies en pleine métaphase à côté de spermatogonies quiescentes fusionnées en complexes encore peu altérés (syncytium trinucléé du haut de la figure), ou en état manifeste de réaction dégénérative (groupe binucléé à gauche, trinucléé à droite). Le fond général est formé de spermatogonies dont le noyau paraît normal, mais dont les limites somatiques sont indistinctes. Faut-il voir dans cette circonstance un premier degré de fusion généralisée, qui rendrait compte de la cohérence observée dans le contenu résiduel? Peut-être; il faut pourtant, pour réduire cette indication à sa juste valeur, tenir compte du fait que même normalement les limites spermatogoniales ne sont pas toujours visibles. Ajoutons encore que parmi les noyaux d'aspect normal beaucoup d'autres sont en état de dégénérescence plus ou moins avancée (un cas visible en haut et à droite de la figure), ou réduits à l'état de restes pycnotiques, isolés dans un vide de rétraction (un cas au-dessus du complexe binucléé).

2. C'est dans les zones d'accroissement, de maturation et de transformation que la nécrose en masse et la résorption totale consécutive se sont surtout produites, à en juger par la faible importance du contenu testiculaire [1]. Quelques particularités cytologiques sont à mentionner au sujet de ce contenu.

La dissociation des éléments y est très grande : ils sont pour la plupart libres ou fortuitement amenés en contact, mais non soudés ou à peine soudés, FIG. **49-51**. Par exception, lorsque des fusions syncytiales se sont produites, on trouve des résidus de cystes où les deux facteurs de constitution, cellules sexuelles et cellules cystiques, se sont maintenus dans leurs rapports habituels, FIG. **46, 47**.

[1] On ne peut donc pas accepter dans toute sa généralité l'affirmation de WILCOX (95) que les dégénérescences ne frappent que les spermatogonies et que la cellule paternelle, une fois franchi ce stade plus périlleux, poursuit son évolution jusqu'au bout.

Toutes les cellules devenues libres ont pris la forme globuleuse. Pour la plupart, notamment pour les spermatocytes, qui sont isodiamétraux et ne sont devenus polyédriques que par compression, il n'y a là qu'un retour à la forme typique. Pour les spermatides déjà allongées, le changement est plus remarquable et montre que la désagrégation a fait disparaître les déterminants internes (que l'on peut, faute de mieux, appeler tropismes) de la polarisation et de l'allongement. C'est d'ailleurs ce qui a pu être constaté directement sur les spermatides normales de *Notonecta* (Pantel et de Sinéty, 06). On retrouve dans les gonades en état de castration des forficules des formes rappelant la fig. 110 du travail cité, où l'ébauche périaxile, déjà fort longue, est enroulée en hélice auprès du noyau. Toutefois, cette rétraction de la spermatide ne se produit plus ou demeure incomplète lorsque sa longueur est par trop considérable; les prolongements caudaux s'enchevêtrent alors en un ramas désordonné où l'on reconnaît çà et là quelques parties plus caractéristiques : tête où tronçon de queue à un stade plus aisé à identifier, mais où il est impossible de suivre longtemps un même élément.

La mise en liberté amène le mélange. La fig. **49** montre des spermatocytes en division accolés à des auxocytes; le groupe reproduit fig. **51** est un pêle-mêle d'auxocytes sains ou malades (cellules à noyau pachytène ou à noyau indistinct), d'un spermatocyte en division (en bas), de spermatides (la cellule marquée *spd* et celle à noyau petit qui est à gauche de la cellule en division), des spermies achevées (tronçon de faisceau filamenteux, à droite), d'un complexe résiduel en voie de résorption, de contour arrondi et de contenu bariolé (à gauche de la cellule *spd)*. Des deux spermatides présentes une seule montre une ébauche périaxile claire, zonée, sans limite propre bien distincte.

La mise en liberté n'est pas immédiatement fatale aux éléments. Les structures se montrent d'une correction parfaite dans un très grand nombre d'auxocytes. Il est aisé, en général, d'identifier ces éléments au moyen de ces structures et en tenant compte de la manière un peu différente dont ils doivent nécessairement se présenter à l'observation, en se souvenant notamment que la condensation mitochondrienne disparaîtra aisément dans une coupe optique si elle est située au-dessus ou au-dessous du noyau, tandis qu'elle demeure visible si elle est située dans le plan de l'image; les deux cellules *a* de la fig. **50** se rapportent respectivement à ces deux conditions différentes.

On pourrait être porté à croire que les éléments surpris par la crise

des gros emprunts en pleine période d'activité cinétique doivent être particulièrement labiles, succomber les premiers ou ne montrer, s'ils résistent et deviennent libres, que des formes irrégulières. Il n'en est rien. Les spermatocytes en division sont proportionnellement aussi fréquents dans le contenu résiduel des follicules en état de castration que dans les gonades normales, et leur rétraction en cellules globuleuses n'y altère pas nécessairement la figure caryocinétique, FIG. **49**, **51**.

Toutefois, au milieu des éléments relativement réguliers et sains, on en rencontre beaucoup d'anomaux et de nécrosés.

Parmi les anomalies, sont à mentionner avant tout les éléments géants dont il a été question à propos de la forme atrophique de la castration. La FIG. **50**, *b* et la FIG. **48** en reproduisent, sous deux grossissements différents, la forme auxocyte, stade *pachynema* [1]. Les dimensions linéaires du corps cellulaire, du noyau et de la condensation mitochondrienne y sont à peu près doublées par rapport à celles de l'élément normal. Le noyau est nettement excavé du côté du corps mitochondrien; pour certaines mises au point on dirait de deux noyaux incomplètement fusionnés; pourtant une mise au point suffisamment profonde fait voir les anses passant sans discontinuité d'une moitié à l'autre, ainsi qu'on a cherché à le rendre dans le dessin. La FIG. **49** montre en haut, au grossissement de la FIG. **50**, la métaphase correspondante; elle est vue obliquement, mais ses dimensions sont bien celles de la cellule géante et le nombre des chromosomes, bien qu'il ne puisse être évalué avec rigueur, dépasse en tout cas notablement le nombre haploïdique.

Il existe en très grand nombre d'autres formes de fusions cellulaires où le caractère anomal est plus frappant, en raison de la persistance individuelle des noyaux. Il n'est pas rare que deux ou même plus de deux spermatocytes se rétractent en une seule boule. D'autres fois des syncytiums encore plus importants se constituent, surtout aux dépens des auxocytes, et forment dans ce dernier cas des massifs non rétractés. Les FIG. **46**, **47**, qui reproduisent des parties de ces complexes, permettent de reconnaître que les structures principales peuvent s'y maintenir même quand les cellules d'enveloppe sont entrées en état de réaction dégénérative; la condensation mitochondrienne, p. ex., y demeure visible sous sa forme typique de calotte épaisse, appliquée unilatéralement contre le noyau.

[1] La figure reproduit l'aspect qui correspond aux conditions les plus ordinaires de l'observaion. Il n'y est pas tenu compte des indices du dédoublement des anses.

Quant aux images relatives aux dégénérescences nécrotiques proprement dites, il serait difficile et assez inutile d'en donner une description qui les comprenne toutes, tant elles sont diversifiées. Ce sont tantôt des restes achromatiques ou hyperchromatiques impossibles à identifier, tantôt des cellules isolées ou associées en groupes, très altérées, mais reconnaissables, tantôt des complexes bariolés à contour généralement arrondi, dont on a deux exemples FIG. **50** et **51**.

3. Dans la région basale des cæcums, là où chez l'imago normal on trouve de nombreux faisceaux de spermies complètement achevées, la constitution du contenu résiduel est un peu différente suivant la gravité des dégâts parasitiques. Dans certains cas, les nécroses et les résorptions ont été telles qu'il reste seulement un amas désordonné de spermies crépues et des parties plus ou moins importantes de parois cystiques en désagrégation, celles-ci pouvant n'être représentées que par leurs noyaux, FIG. **52**.

D'autres fois un assez grand nombre de colonies spermiennes ont mieux résisté. Elles se montrent dans des attitudes tourmentées et plus ou moins désordonnées, à l'intérieur des cloisons plasmodiales épaisses qui caractérisent les cystes anciens.

En somme, les cellules correspondant aux stades extrêmes de la spermatogénèse, savoir les spermatogonies et les spermies achevées, paraissent résister le mieux à l'affaiblissement parasitaire.

γ. *Données sur les cellules de cyste.*

Deux points surtout demandent à être soulignés dans la réaction des cellules de cyste à l'influence parasitaire : une labilité spéciale aux stades d'accroissement et de maturation, qui explique la mise en liberté des éléments sexuels dans la région moyenne des cæcums, et une résistance plus grande aux dernières phases de la spermiogénèse, qui rend compte de la conservation en place des spermies mûres.

La FIG. **46** fournit, sur le fait et le processus de la dégénérescence, au voisinage des divisions maturatives, quelques renseignements. On peut admettre qu'on a affaire : en *A*, à une portion de cyste comprenant neuf auxocytes fusionnés et un fragment de paroi à un seul noyau cystique; en *B*, à un cyste montrant quatre auxocytes fusionnés et deux noyaux cystiques; en *C*, probablement à un massif de noyaux cystiques correspondant à un des sommets de l'enveloppe, où ils s'accumulent d'ordinaire à la suite des divisions

directes. On est frappé, au premier coup d'œil, du contraste entre les manières d'être des deux sortes d'éléments. Tandis que les auxocytes sont d'aspect normal, à part le fait de la fusion syncytiale, il est visible que les éléments d'enveloppe sont en état de réaction dégénérative. En *A*, l'altération est peu prononcée, mais réelle; la structure n'est plus celle d'un noyau normal. En *B* et *C*, les noyaux sont gonflés, le réseau chromatique normalement si régulier y a fait place à une charpente mal arrêtée dans ses éléments; autour d'eux le cytoplasme est gonflé et creusé de vacuoles qui les repoussent passivement, l'ensemble tendant de ce fait à passer de l'état de membrane à l'état de formation épaisse, spongieuse, état précurseur d'une prochaine désagrégation.

Mais pourquoi, à cette époque, une sensibilité plus grande à l'influence parasitaire? La question n'est pas de celles qui peuvent se résoudre par la simple étude des images. Rappelons pourtant une donnée de l'évolution normale qui pourrait prendre ici une certaine importance. A l'époque dont il s'agit, l'enveloppe cystique a subi, du fait de l'accroissement des auxocytes, une énorme distension, et les noyaux y sont encore peu multipliés; il se pourrait que cette double circonstance rendit les échanges nutritifs temporairement moins réguliers.

Pourquoi, au contraire, une plus grande résistivité aux époques ultérieures? L'enveloppe du cyste est alors devenue une membrane plasmodiale multinucléée, aux divers points de laquelle les mouvements métaboliques peuvent être considérés comme se passant dans la sphère d'action d'un noyau suffisamment voisin. Les inconvénients de la distension mécanique ont été compensés par la multiplication acinétique des noyaux et la régularisation consécutive des échanges nutritifs.

De toutes façons, l'évolution du complexe plasmodial, dont l'existence est limitée normalement à la libération des spermies mûres, s'accélère sensiblement sous l'influence de l'épuisement parasitaire. Les images comme celle qui est reproduite FIG. **52**, où l'on voit des noyaux cystiques devenus libres parmi les spermies, se montrent beaucoup plus tôt et beaucoup plus fréquemment dans les gonades en castration que dans les gonades normales. Qu'ils soient dans cet état ou encore entourés d'un reste de cytoplasme en voie de désagrégation et de résorption, ces noyaux n'ont plus qu'une structure dégradée et montrent de fréquents indices de fragmentation. Leurs réactions chromatiques sont celles des noyaux en dégénérescence.

E. Étude cytologique de la castration parasitaire indirecte chez »Bombus terrestris« reine hébergeant des »Sphærularia«.

a. Remarques générales.

C'est vers le milieu d'octobre que SCHNEIDER (85*b*) a réalisé l'infection expérimentale. Il se félicite d'avoir résolu par là le problème biologique dont il s'occupait depuis vingt ans et croit pouvoir fixer vers cette époque de l'année l'infection naturelle. LEUCKART (85) la place un peu plus tard, au commencement du sommeil hivernal.

A Gemert, des individus sphérularisés volent çà et là de fin février à mi-juin, d'abord en compagnie de reines normales de même âge, et à la fin avec de grosses femelles pondeuses ou des ouvrières stériles de l'année. Quelquefois, pas toujours, il existe une période où, suivant la remarque de SCHNEIDER (85*b*, p. 247), presque toutes les reines que l'on capture dans une station sont parasitées.

Le nombre des sacs bosselés présents chez un *Bombus* a varié de 1 à 17. L'émission des œufs, bientôt suivie de myriades d'anguillules grouillantes, se place en général dans la première moitié de mai.

Quelque variables qu'ils soient dans chaque cas particulier, les dégâts subis par les ovaires du bourdon traversent successivement une phase bénigne et une phase aiguë.

La première, correspondant à une atrophie au premier degré, consiste dans un ralentissement plutôt que dans un arrêt de l'évolution. Les ovarioles d'une reine porteuse de 5-8 *Sphærularia* sont, à la fin d'avril, comparables pour la grandeur et le nombre des chambres individualisées, à ceux des reines normales de fin mars ou même de fin février. Ils continuent toutefois de se développer; il se peut même que quelques-uns parmi eux contiennent dans leur chambre basale un ovocyte ayant presque les dimensions définitives, au moment où survient la phase aiguë; c'est souvent le cas lorsqu'il n'existe qu'un *Sphærularia*. Durant cette phase, l'étude microscopique ne révèle en général aucune structure insolite; seulement les figures de division, qui d'ordinaire sont communes dans l'épithélium choriogène, au moment où l'ovocyte commence à s'allonger, sont absentes ou très rares.

La phase aiguë survient assez brusquement, comme sur un signal donné par la maturation rapide d'un grand nombre d'œufs de *Sphærularia* et le développement correspondant des anguillules; quelques indices et le rapprochement avec d'autres cas de castration montrent néanmoins qu'elle finirait à la longue par se montrer, alors même que les anguillules ne se développeraient pas.

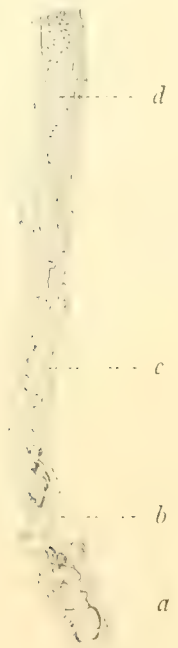


FIG. 18*t*. — Un ovariole de *Bombus* sphérularisé devenu parallèle et fortement raccourci par suite de la destruction complète des ovocytes et des cellules nourricières dans toutes les chambres individualisées. — Gross : 56.

a, enveloppe péritonéale vue superficiellement en *b* par suite d'une inflexion de l'ovariole; — *c*, amas résiduel dérivé des cellules épithéliales, circonscrit par une pellicule très colorable dérivée de la basale; — *d*, partie inférieure de la chambre terminale.

Cette phase comporte des dégénérescences et des résorptions tendant à se généraliser et pouvant aboutir à la vacuité complète de toutes les chambres individualisées, et même d'une partie de la longue chambre terminale. Dans ces cas extrêmes les ovarioles sont réduits à l'état de cordons très raccourcis, parallèles, constitués par une enveloppe péritonéale d'épaisseur insolite (apparence qui tient à sa grande rétraction en tout sens), et un contenu résiduel formé surtout de cellules épithéliales amoncelées en désordre, FIG. **18***t*. Tant que la résorption est moins complète, ce qui est très fréquent, les organes demeurent un peu plus longs, mais sont d'ordinaire très irrégulièrement moniliformes, des places vides s'intercalant entre des chambres encore reconnaissables.

Circonstance digne de remarque, les dégénérescences ne se distribuent pas au hasard le long de l'ovariole, mais frappent de préférence les chambres les plus avancées. Il est fréquent, lorsque l'exploration est faite à un moment convenable, de constater que l'ovocyte basal et ses nourricières sont dans un état de résorption plus ou moins avancée, quand toutes les chambres qui précèdent sont encore normales, FIG. **19***t*.

Les altérations s'étendent ensuite rapidement de bas en haut et, sauf les cas d'un fléchissement généralisé presque du premier coup, on peut distinguer dans un ovariole ravagé deux segments qui se sont montrés

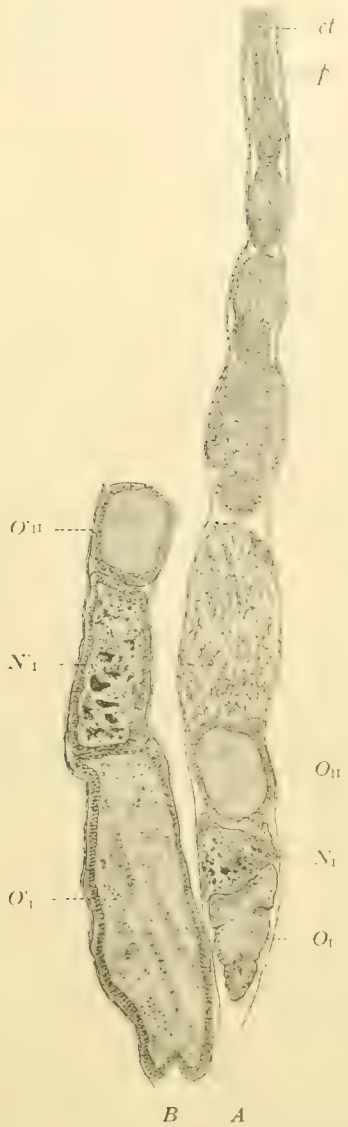


FIG. 19t. — Deux ovarioles de *Bombus* sphérularisé, au début des dégénérescences qui marquent la phase aiguë. — *A*, toutes les chambres individualisées reproduites; — *B*, chambres du tronçon basal seules. — Gross. : 56.

O_I, première chambre à ovocyte (en partant de la base), réduite à un massif de cellules épithéliales dans lequel la membrane basale s'invagine çà et là; — N_I, chambre à nourricières correspondante, où les épithéliales forment une enveloppe continue mais irrégulière, les nourricières n'étant représentées que par des débris; — O_{II}, deuxième chambre à ovocyte, normale, comme celles qui la précèdent; — *ct*, région basale de la chambre terminale; — *p*, enveloppe péritonéale demeurant très épaisse tant que les chambres ne se développent pas.

O'_I, première chambre ovocytaire, à dégénérescence moins avancée que dans *A*; — N'_I, chambre nourricière correspondante, à nourricières réduites à des restes; — O'_{II}, deuxième chambre ovocytaire, normale, comme celles (non dessinées) qui la précèdent.

inégalement sensibles à l'influence parasitaire : un segment antérieur ou apical, comprenant la longue chambre terminale avec un petit nombre de chambres jeunes, est demeuré à peu près normal; un segment postérieur ou basal, qui comprenait les chambres les plus évoluées, a son contenu dans un état de nécrose plus ou moins généralisée. Entre les deux se trouve une région intermédiaire où des dégénérescences et des anomalies coexistent avec une bonne conservation de plusieurs éléments.

Pourquoi les jeunes ovocytes et plus généralement les jeunes éléments de l'ovaire résistent-ils à des conditions défavorables qui se montrent fatales à ces mêmes éléments plus évolués? La question rappelle celle que nous avons rencontrée ailleurs à propos des organismes eux-mêmes, quand nous avons eu affaire à des larves de Tachinaires qui, jeunes encore, supportaient bien une privation d'aliment ou un refroidissement prolongés et, devenues plus exigeantes parce que plus grandes, y succom-

baient (PANTEL, 10, p. 171 de la Revue). Le maintien des éléments jeunes ne comporte que des échanges lents, quantitativement faibles, auxquels suffit un organisme même débilité; celui des éléments grandis exigerait des échanges rapides et massifs, auxquels l'épuisement de l'animal ne se prête plus. Tout se ramène aux exigences différentes de la vie ralentie et de la vie active. Le difficile serait de dire pourquoi un organisme ou une cellule ne restent pas ou ne retournent pas à la vie ralentie quand un autre physiologisme leur est impossible. On fera intervenir là l'accoutumance, mais ce n'est guère qu'un mot mis à la place d'une chose mal expliquée.

Rappelons en passant que c'est aussi la dégénérescence des seuls ovocytes avancés que BRUNELLI (05) a constatée chez les reines de Termitides parasitées par les protozoaires.

Après ces remarques générales il y a lieu d'examiner un peu en détail le sort des divers éléments. Il ne saurait être question de dresser un tableau de leurs altérations successives : un tel tableau est bien impossible, moins encore en raison des lacunes dans les observations que par suite du caractère essentiellement changeant des processus; on signalera seulement, à titre de premières données, les phénomènes qui se sont montrés avec une certaine fréquence, dans les diverses régions des ovarioles incomplètement ravagés.

b. Données sur les ovocytes.

Et tout d'abord constatons, pour réduire à sa juste valeur la règle plus haut énoncée de la propagation ascendante des ravages, que quelques unités succombent çà et là et sont résorbées, même dans la région antérieure des ovarioles. On trouve des chambres nourricières déjà individualisées, parfois même assez développées, qui ne sont pas suivies de l'ovocyte correspondant, ou ne sont suivies que d'un ovocyte malingre, beaucoup plus petit que ceux qui le précèdent dans la série et paraissant diminuer progressivement de grosseur sans subir durant tout un temps de changements structuraux bien appréciables.

Chez ces ovocytes malades, des déformations du contour extérieur coïncident quelquefois avec un état sombre de l'ovoplasme qui contraste avec les aspects normaux. L'altération du contour tient peut-être à une impuissance de la cellule à reprendre sa forme propre lorsque des pressions accidentelles, même légères, l'ont modifiée, et donc en somme à une diminution de sa vitalité.

On peut interpréter comme un autre indice d'affaiblissement une altération dans les rapports avec la couche épithéliale, qui semble supposer une perturbation dans les réactions mutuelles entre ovocyte et cellules choriogènes. La FIG. 106 offre un exemple de cette altération. L'ovocyte, *o*, est un de ceux dont l'état pathologique se déduirait déjà d'un nanisme très accusé, facile à avérer par comparaison avec l'ovocyte précédent, non dessiné. Ses rapports avec l'épithélium sont anormaux par un double côté. On peut remarquer tout d'abord que les cellules épithéliales, *e c h*, ne forment autour de cet ovocyte qu'une enveloppe très irrégulière, massive en arrière (à droite de la figure) et largement interrompue en avant, au lieu de s'étaler en une assise unique régulière et partout semblable à elle-même, qui, à ce stade, devrait être presque fermée du côté des nourricières. Une autre anomalie, c'est l'envahissement précoce de l'ovoplasme par une très grande quantité de noyaux épithéliaux : le phénomène peut être tenu à peu près pour physiologique par sa nature (noyaux de BLOCHMANN), mais il est certainement pathologique par sa date d'apparition et par les proportions qu'il prend.

A mesure que l'on avance vers la base de l'ovariole, l'état des ovocytes se caractérise de plus en plus non seulement comme pathologique, mais encore comme franchement nécrotique. La colorabilité se modifie relativement peu, dans un grand nombre de cas : après fixation au FLEMMING et coloration à l'hématoxyline ferrique, l'ovoplasme demeure gris dans sa grande masse; on y remarque seulement un semis peu abondant de corpuscules noirs, provenant peut-être de la destruction des noyaux de BLOCHMANN et un mélange de petits espaces plus clairs et de mottes ou îlots plus obscurs. Inutile d'ajouter qu'un bon objectif révèle immédiatement l'absence de toute structure arrêtée. Il est même instructif de constater que, dans certains ovocytes, on trouve toute une zone périphérique où la trame ovoplasmique est oblitérée et qui tend à se séparer de la région centrale encore structurée : la désorganisation nécrotique débute par le dehors et progresse par voie centripète.

Le rapetissement général, déjà sensible durant la période de lutte nécrobiotique antérieure à la perte de structure, pouvait être attribué alors à un simple défaut de balance entre l'assimilation et la désassimilation; il s'accentue durant la période nécrotique et semble tenir à une résorption par usure cytolytique. En conséquence, l'enveloppe épithéliale, tant qu'elle persiste, et la paroi musculo-trachéolaire ne sont plus soutenues et s'affaissent.

Le rapetissement s'accompagne bientôt d'une désagrégation de la masse ovoplasmique en fragments irréguliers de grosseur quelconque. Lorsque l'épithélium dégénère lui-même et se dissocie, ce qui arrive plus tôt ou plus tard, mais fatalement, des cellules épithéliales et des noyaux épithéliaux devenus libres s'insinuent entre les parcelles de substance ovoplasmique, FIG. **112**, *ne*.

Dans les ovocytes les plus âgés, où la membrane vitelline était déjà constituée, la désagrégation s'accompagne de quelques circonstances qui valent d'être relevées. La membrane vitelline résiste à la résorption, mais la cytolyse qui s'exerce au-dessous d'elle la réduit bientôt à la condition d'une coque non soutenue de l'intérieur, qui se plisse d'abord en se gondolant, puis se brise en fragments souvent emboîtés comme des écailles irrégulières et inégales, qui se montrent dispersés parmi les débris ovoplasmiques; dans les coupes, ces fragments se présentent souvent comme des serpenteaux, FIG. **111**, *m v*. L'existence de ces restes de membrane, dont l'identification est très sûre, dit de quel état initial et de quel stade ovocytaire est partie la dégénérescence; leur forme tourmentée et leur dissémination parmi les débris ovoplasmiques témoignent d'un malaxage produit sous l'action des éléments contractiles présents dans la paroi de l'ovariole, qui doit forcément intervenir dans la désagrégation et dont il faut en tout cas tenir compte pour interpréter un certain nombre de circonstances de détail, telles la forme de ballot présentée généralement par les résidus dégénératifs à la base de l'ovariole, qu'elle qu'en soit la nature, et la juxtaposition dans un même bloc de restes provenant de chambres différentes. Il est même vraisemblable que ce malaxage, en déterminant des déplacements de parties au sein des amas résiduels, favorise la réunion des débris de même nature et peut amener une sorte de triage : on s'explique ainsi que les restes des noyaux épithéliaux, après s'être montrés épars dans la profondeur de l'amas, deviennent plus tard périphériques, comme on le constate quelquefois.

c. Données sur les cellules nourricières.

α. *Anomalies.*

Quelques-unes des préparations étudiées montrent, dans la région moyenne des ovarioles, de nombreux cas de cyto-tératologie qui semblent

se rattacher à une diminution de la vitalité propre du cytoplasme, prélude de sa défaillance définitive. Les principaux se ramènent à la fusion syncytiale, à l'admission intra-cytoplasmique de noyaux étrangers, à l'amputation de lobes internes, qui sont absorbés par le noyau.

1. Formation de syncytiums. — Les divers éléments d'une chambre nourricière se fusionnent fréquemment en un petit nombre de syncytiums ayant un caractère d'individualité bien marqué, plus marqué en tout cas que les formations correspondantes de la lignée mâle. Ils possèdent une membrane générale, et les noyaux, au lieu de conserver leurs situations primitives, se distribuent avec une certaine régularité dans la masse commune de cytoplasme, de préférence à la périphérie, si bien que les chambres où il existe des fusions se signalent tout d'abord par un aspect assez particulier.

Le phénomène prend une certaine importance si on le rapproche des fusions si souvent observées chez les spermatocytes. On voit d'une part qu'il témoigne d'une tendance commune en réalité aux éléments des deux lignées sexuelles et que ne fait point disparaître la différenciation particulière des cellules nourricières. D'autre part, sa production dans des ovarioles visiblement épuisés confirme l'idée, déjà émise au sujet des spermatocytes, qu'il faut le considérer comme un symptôme d'affaiblissement, nullement comme un signe de prospérité exubérante.

2. Admission de noyaux épithéliaux. — A l'inverse de l'ovocyte, qui, chez *Bombus*, est envahi abondamment par des noyaux d'origine épithéliale (noyaux de Blochmann), les nourricières normales protègent efficacement leur intégrité contre les intrusions de cette nature : jamais on ne voit dans la masse de leur cytoplasme de petits noyaux étrangers bien caractérisés. Mais ce genre de défense faiblit comme les autres dans l'épuisement parasitaire. Les nourricières, partiellement représentées dans la fig. **106**, montrent un certain nombre de petits noyaux, *n e*, dont on ne saurait mettre en doute ni la situation intracytoplasmique, ni, par exclusion aussi bien que par comparaison, la nature épithéliale. Proviennent-ils de l'enveloppe périovocytaire, ou directement des amas discontinus qui représentent l'enveloppe de la chambre nourricière? C'est ce qu'il serait plus difficile de décider.

Ces noyaux sont moins nombreux et dégénèrent beaucoup plus rapidement que les noyaux intra-ovoplasmiques. Tandis que ceux-ci sont susceptibles de passer par une phase en réalité progressive, durant laquelle ils conservent une structure normale et se multiplient acinétiquement, ceux

des nourricières ne tardent pas à montrer des altérations et à disparaître, ne laissant à leur place qu'un espace clair, dans lequel on aperçoit d'ordinaire, sous la forme d'un granule colorable, un reste du nucléole.

3. Amputation de lobes internes; interprétation des noyaux polymorphes. — Il est nécessaire de s'arrêter un peu plus sur cette troisième sorte d'anomalies, trop fréquente pour n'être qu'un accident fortuit, trop étrange, si elle n'est pas cela, pour ne pas contenir au moins des indications sur les caractères normaux de la cellule. On la rencontre à l'époque où la forme vésiculeuse du noyau passe à la forme capricieusement découpée, si caractéristique des cellules nourricières chez un grand nombre d'hexapodes, et notamment chez *Bombus terrestris*.

Des images qui s'y rapportent sûrement et correspondent à l'amputation déjà réalisée montrent, à l'intérieur du noyau, une ou plusieurs masses cytoplasmiques, flottant à l'état d'inclusions globuleuses, FIG. **107**, **108**, l_1-l_3. D'autres, qui s'y rapportent probablement et correspondent à la préparation du phénomène, montrent des saillies cytoplasmiques, FIG. **105**, *l*, plus ou moins pédiculisées, qui proéminent dans le noyau. Le rapprochement des deux sortes d'images donne à penser que les sphères flottantes proviennent de l'amputation d'une saillie pédiculisée.

L'idée n'est acceptable, évidemment, que s'il n'est pas simplement question de noyaux annulaires, comme il en a été signalé çà et là dans les cellules nourricières de diverses espèces, mais bien de masses sûrement d'origine cytoplasmique et sûrement libres dans le noyau.

On sait que les noyaux troués, observés tout d'abord chez les vertébrés, sont à peine une rareté cytologique chez les hexapodes. Pour ne parler ici que de ceux qu'on rencontre dans les cellules nourricières [1], GROSS (03) en a publié plusieurs exemples (voir notamment ses fig. 66 [*Tabanus*], 112 [*Spilosoma*], 198 [*Andrena*]). Cette forme annulaire, rattachée par BRUNELLI (04) en même temps aux grandes dimensions du noyau et au caractère dégénératif que finissent par présenter les nourricières, se montre assez fréquemment dans de vieilles chambres de *B. terrestris* même normaux.

Mais elle n'a rien de commun avec l'état de choses que reproduisent les FIG. **107**, **108**, relatives à des chambres peu évoluées. Ici on s'assure déjà par l'exploration des coupes voisines qu'il s'agit bien de parties isolées,

[1] Les grandes cellules trachéolaires intérieures aux centres nerveux en fournissent de beaux exemples chez les chenilles (PANTEL, 09 et 10).

nullement de lobes encore rattachés à la paroi cytoplasmique par leur dessus ou leur dessous et, ce qui conclut mieux encore que cette critique par la vis micrométrique, la structure de ces boules est assez voisine de celle du corps cytoplasmique pour qu'il ne soit pas possible d'en méconnaître la provenance et assez différente pour qu'on ne puisse croire à une continuité. Ce sont des parties devenues globuleuses parce qu'excisées, comme nous avons vu les jeunes spermatides devenir globuleuses quand elles sont rendues libres, mais des parties qui semblent entrer aussitôt en dégénérescence, leur structure devenant finement granuleuse et des vacuoles, précurseurs de la résorption définitive, ne tardant pas à s'y montrer; les vacuoles peuvent renfermer des débris qui leur donnent une lointaine ressemblance avec un noyau, FIG. **108**, l_1.

Cette formation de lobes internes, susceptibles d'être amputés et de tomber ainsi dans la condition d'enclaves intranucléaires, donne lieu à quelques remarques qui intéressent d'assez près l'interprétation générale des noyaux polymorphes dans les cellules nourricières, et les relations mutuelles entre le cytoplasme et le noyau dans la cellule en général.

Les noyaux polymorphes des cellules nourricières des hexapodes ont été l'objet de nombreuses recherches et ont servi de base à des opinions diverses, parmi lesquelles sont à rappeler surtout celles de KORSCHELT, de GROSS, de GIARDINA et de BRUNELLI.

KORSCHELT (86 et travaux postérieurs), assimilant la cellule nourricière à une cellule sécrétrice, dans ce sens très juste qu'elle élabore au profit de l'ovocyte des substances nutritives, trouve la raison d'être des lobes nucléaires dans la nécessité d'accroître la surface de contact entre noyau et cytoplasme, afin d'accroître la surface des réactions desquelles dépend la sécrétion. Ces lobes sont pour lui des sortes de pseudopodes. Le noyau émettrait donc activement des expansions dans la masse du cytoplasme.

GROSS (03), tout en faisant sienne l'idée que les prolongements nucléaires témoignent d'une active participation du noyau au travail sécréteur de la cellule, penche pour un mécanisme différent. Il admet qu'il se forme à l'intérieur du noyau des gouttes ou bulles qui viendraient crever à la surface en y produisant des déchirures, ce processus lui paraissant le plus propre à rendre compte des grosses lacunes que l'on trouve dans certains noyaux et de la forme corrodée des contours : « Auf mich macht es vielmehr den Eindruck, als ob im Innern des Kernes sich Tropfen oder Blasen bilden, die dann nach aussen durchbrechen. Jeden Falls zeigen sich in

vielen Kernen grosse Lücken; und auch die Contouren haben meist eine charakteristische zerfressene Form, die sich am besten durch den von mir vermutheten Entstehungsmodus erklären lässt » (op. cit., p. 143).

Giardina (03) classe les noyaux dont il s'agit parmi les » Forme dovute a causa complessa ». Pour lui, » questi nuclei polimorfi non si formano a guisa delle » forme mieliniche « per emissione di bozze, di sporgenze nucleari che si alungano e si ramificano sempre più, ma bensi per l'azione concomitante dell' accrescimento in volume del nucleo e per la formazione di sporgenze citoplasmatiche dentro il nucleo.... Sembra adunque risiedere nel citoplasma la causa diretta delle deformazione del nucleo « (op. cit., p. 355). L'opinion de l'auteur est donc le contre-pied de celle de Korschelt.

Brunelli (04), d'une part, s'attache à faire remarquer l'étroite parenté qui relie les noyaux annulaires aux noyaux polymorphes, et voit, d'autre part, dans la coexistence de noyaux polymorphes et de noyaux en amitose un motif de considérer le polymorphisme comme une amitose avortée. Il fait remarquer d'ailleurs que les premiers stades de la déformation polymorphique, dans les nourricières, rappellent les premiers stades de l'amitose.

Fig. 20*l*. *Forficula auricularia*, amputation accidentelle de lobes cytoplasmiques dans les cellules nourricières. — Gross. : 230. *cc*, corps cytoplasmique de la nourricière; — *cch*, épithélium choriogène; — *ld*, lobe cytoplasmique amputé, dégénérant dans le noyau à titre d'enclave étrangère; — *ln*, lobe normal, dont la continuité avec *cc* ne se montre que dans un autre plan (apparence de noyau troué); — *n*, noyau de la nourricière; — *o*, ovocyte.

L'explication de Korschelt serait à à peu près à l'abri des objections s'il n'y avait à rendre compte que des ramures déjà formées; elle est beaucoup moins satisfaisante quand il s'agit des premiers stades de la transformation, ainsi que nous le verrons à propos de l'opinion de Giardina.

A l'égard des lacunes vues par Gross à l'intérieur des noyaux, il faut dire tout de suite qu'il s'en rencontre dans le matériel parasité, où elles sont presque certainement dues à la résorption de lobes cytoplasmiques amputés. L'auteur, il est vrai, les signale d'après des reines normales, mais il est très probable, pour ne pas dire certain, que des amputations se

produisent aussi chez les femelles non parasitées, soit comme conséquence d'un affaiblissement général de l'insecte, soit comme symptôme d'une dépression individuelle de l'élément. A défaut d'exemples fournis par *Bombus*, la FIG. 20_t, empruntée à *Forficula*, une espèce dont les cellules nourricières ont les lobes nucléaires les plus typiques, en met un sous les yeux. Les images, donc, qui ont servi de point de départ à l'interprétation de GROSS, sont accidentelles et ne sauraient rendre compte d'un processus normal.

L'idée de BRUNELLI expliquerait d'une façon très aisée certains faits de fragmentation dans des noyaux âgés, mais il est difficile de souscrire à l'affirmation de l'auteur quand il dit que les premiers stades de la déformation nucléaire rappellent ceux de l'amitose.

Ces premiers stades, par contre, se succèdent exactement avec la physionomie retracée par GIARDINA. Aussi est-ce la théorie de cet observateur, en tant du moins qu'elle s'appuie sur la croissance du cytoplasme, qui paraît répondre le mieux aux faits [1]. Ce qu'on voit, ce sont des saillies du cytoplasme proéminant dans le noyau, point du tout des saillies du noyau s'avançant dans le cytoplasme. Aucun doute ne peut rester à cet égard lorsqu'on suit la transformation graduelle sur des cellules particulièrement favorables, comme la cellule nourricière de *Forficula*, choisie effectivement comme exemple par GIARDINA, ou celle de *Labidura* qui est du même type, mais préférable en raison de la série graduée des stades que l'on a dans un même ovariole. Dans ces espèces, le corps cytoplasmique est extrêmement réduit, avant la première ébauche des ramures; il forme autour d'une vésicule nucléaire volumineuse et isodiamétrale une couche mince d'épaisseur uniforme, qui semble simplement céder passivement au mouvement de croissance du noyau. Celui-ci n'offre aucune tendance à s'allonger et à s'étrangler, comme le voudrait la théorie de BRUNELLI, ni à pousser des proéminences, comme le voudrait celle de KORSCHELT; seulement on voit apparaître à un moment donné dans le cytoplasme comme des foyers localisés de croissance donnant lieu à des épaississements qui, sans altérer le contour extérieur de la cellule, modifient son contour intérieur en y déterminant autant de saillies. C'est la première indication de mouvements internes qui n'ont qu'à se poursuivre et à se répéter sur d'autres points pour conduire simultanément à l'accroissement du corps cytoplasmique et au découpage du noyau. Dans le cas de *Bombus terrestris*, le

[1] BRUNELLI, tout en revendiquant pour son hypothèse d'une amitose avortée le rôle capital dans la déformation du noyau polymorphe, se défend d'exclure d'autres « minori concause », notamment la cause invoquée par GIARDINA.

volume du corps cytoplasmique est considérable au moment où débute la transformation du noyau, mais c'est là probablement la seule différence entre les deux types; une saillie telle que *l*, FIG. **105**, paraît être due au fonctionnement d'un foyer de croissance apparu dans le cytoplasme.

En partant de cette base, on pourrait concevoir que durant une première période le noyau, possédant une vitalité prédominante, grandit considérablement sous la forme d'une vésicule isodiamétrale en repoussant le cytoplasme, et que durant une période subséquente les rôles sont en quelque sorte intervertis, le cytoplasme se développant plus vite que le noyau et par foyers irrégulièrement distribués dans sa masse, qui donnent lieu à la formation d'excroissances internes. L'étranglement excessif et l'amputation définitive de quelques-unes de ces excroissances seraient un accident pathologique pouvant tenir, d'une part, à un affaiblissement de la vitalité du cytoplasme, qui surviendrait après la pousse de l'excroissance et, de l'autre, à la tendance du noyau à récupérer sa forme propre. On rencontre de nombreux exemples d'un fléchissement cytoplasmique coexistant avec une vitalité encore plus ou moins manifeste du noyau. La FIG. **21**$_t$ relative à la dégénérescence accidentelle d'une jeune cellule nourricière de *Forficula*, rappelle ce fait général, sur lequel nous aurons à revenir, et offre une circonstance particulièrement intéressante ici, savoir que le corps cytoplasmique ne s'altère pas simultanément dans toute sa masse, mais par parties successives, en abandonnant en pleine substance nucléaire des résidus dégénératifs.

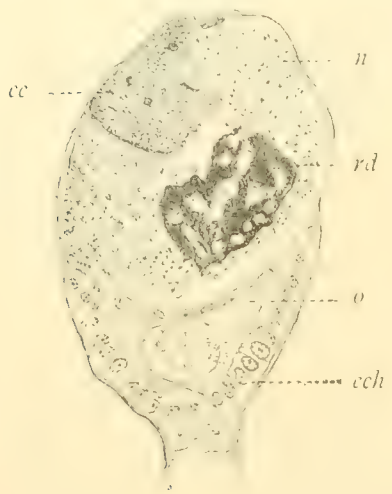


FIG. **21**$_t$. *Forficula auricularia*, dégénérescence accidentelle du corps cytoplasmique précédant celle du noyau dans une jeune cellule nourricière. — Gross. : 330.

cc, corps cytoplasmique de la nourricière, devenu unilatéral par rapport au noyau et se désagrégeant par sa surface; — *ech*, épithélium choriogène; — *n*, noyau de la nourricière; — *o*, ovocyte; — *rd*, masse résiduelle détachée du corps cytoplasmique.

Quoi qu'il en puisse être de ses causes immédiates et du mécanisme qui la conditionne, l'amputation de lobes cytoplasmiques internes met l'observateur en face d'un phénomène cytologiquement fort curieux. Il ne peut manquer de provoquer un rapprochement avec son inverse, l'excision d'un fragment nucléaire rejeté dans le cytoplasme. Or, tandis que dans ce der-

nier cas le fragment peut se constituer en un petit noyau et continuer de vivre, ainsi que l'établissent tant d'exemples bien connus (caryomérites, divisions directes inégales), la petite masse cytoplasmique est condamnée à une nécrose et à une résorption que l'on peut croire très prochaines, à en juger par la rapidité des altérations structurales. La raison de cette différence est que le cytoplasme doit être en rapport, d'une part, avec le noyau et, d'autre part, avec le milieu extérieur, tandis que la vie du noyau n'est subordonnée qu'à des rapports cytoplasmiques.

Rappelons en terminant qu'on a signalé çà et là, dans des états pathologiques de la cellule, l'englobement par le noyau de parties venant du cytoplasme. C'est ainsi que R. Ehrlich (09) a signalé dans les noyaux des cellules épithéliales en dégénérescence d'*Ascaris* des formations décrites par divers observateurs comme des parasites et paraissant avoir une origine cytoplasmique; ainsi encore que Knoche (09) a vu dans la vésicule germinative de Bostrichides inédiés des particules de matériel cytoplasmique, et notamment des cristaux de substances protéiques particulièrement faciles à identifier (¹).

β. *Phénomènes nécrotiques.*

On pourrait dresser toute une liste des altérations qui semblent appartenir aux premières étapes de la résorption nécrotique, mais elles seraient assez différentes suivant l'ovaire étudié, et si quelques-unes, comme le changement de chromaticité et la vacuolisation du cytoplasme, reparaissaient plus constamment, ce ne serait ni à la même époque ni avec la même intensité. Il y a des différences individuelles parmi les cellules de même espèce, il y en a même parmi les régions d'une même cellule.

Les unités qui constituent la population d'une même chambre nourricière dégénèrent en général synchroniquement, pourtant cette règle souffre des exceptions. On rencontre des chambres où les cellules périphériques sont en pleine désagrégation, tandis que les profondes sont encore en parfait état, fig. **22**$_t$. C'est l'inverse du cas plus haut signalé dans la gonade mâle de *Forficula*. En présence de telles images on ne peut guère soutenir que le rationnement nutritif résultant de l'épuisement parasitaire donnerait directement le branle à toutes les nécroses cellulaires. Elles tendraient à faire admettre plutôt que cette cause doit bien être à la base des processus, en tant que préparatoire et prédisposante, mais que les processus eux-mêmes

(¹) Voir à l'appendice les remarques additionnelles sur la genèse des lobes nucléaires.

peuvent être déclanchés par quelque circonstance différente, telle peut-être une sorte de contamination ou d'intoxication tenant à des rapports plus étroits avec une ou plusieurs cellules ayant déjà succombé.

S'il s'agit des étapes nécrotiques plus avancées, on peut relever un certain nombre de faits qui semblent les caractériser plus spécialement.

FIG. 22*t*. *Bombus terrestris* sphérularisé, partie antérieure d'une chambre ovocytaire et partie postérieure de la chambre nourricière correspondante où les cellules périphériques seules sont en pleine désagrégation. — Gross. : 210.

— *ech*, épithélium choriogène paraissant très haut à cause du rapetissement de l'ovocyte; — *en*, épithélium de la chambre nourricière; — *nn*, nourricières normales; — *o*, ovocyte; — *rn*, restes dégénératifs des nourricières périphériques.

Le cytoplasme se montre parsemé de particules très colorables, de forme et de grandeur très diverses, émigrées très vraisemblablement du noyau, dont la membrane est de bonne heure résorbée. Le reste du corps chromatique forme un amas plus ou moins serré qui occupe toujours la place du noyau et en retient grossièrement la forme. Le tout se rapetisse graduellement par résorption cytolytique, ainsi qu'il a été dit de l'ovocyte.

D'ordinaire il ne tarde pas à se produire une désagrégation de toute la chambre en fragments tantôt volumineux, tantôt menus, entre lesquels s'insinuent des éléments épithéliaux. L'image FIG. **110** doit être considérée comme un simple exemple des multiples aspects qui correspondent à cet état de choses. Dans le

cas reproduit, la chromatine résiduelle, qui occupe la place et dessine encore la forme des noyaux, est divisée en fins granules très distincts, qui permettent d'identifier plus sûrement les granules tout pareils dispersés dans le cytoplasme.

Tout à fait à la base de l'ovariole, le résidu des chambres nourricières se présente comme un ballot pétri et roulé sous l'action des mouvements vermiculaires de la paroi de l'ovariole. Pourtant on le distingue encore des résidus ovocytaires, grâce à la présence des plages sombres dont la distribution et la forme rappellent toujours les gros noyaux polymorphes.

d. Données sur les cellules épithéliales.

Des trois sortes de cellules qui forment le contenu de l'ovariole, la cellule épithéliale est de beaucoup la plus résistante. Elle peut survivre à la résorption complète des deux autres, elle entre la dernière en réaction pathologique et succombe la dernière.

Il n'est pas rare d'observer çà et là, dans des ovarioles entièrement dépeuplés sur une partie considérable de leur longueur, des renflements qui sont exclusivement dus à la garniture épithéliale d'une chambre vide; les cellules peuvent y être encore dans un état de conservation faisant contraste avec la ruine totale qui a frappé les chambres précédentes aussi bien que les suivantes, sans excepter leur épithélium. A quoi peut tenir le sort privilégié fait aux épithéliales persistantes? Il n'est probablement qu'une des formes de l'inégalité congénitale existant entre les éléments anatomiques aussi bien qu'entre les organismes et qui peut se compliquer chez les premiers de la solidarité créée par des rapports d'association en vue d'un même effet général.

L'épithélium se conserve particulièrement bien dans les chambres ovocytaires. D'ordinaire il y garde encore son aspect à peu près normal dans la région moyenne de l'ovariole quand les ovocytes y sont en pleine dégénérescence. Dans les chambres nourricières, les cellules épithéliales prennent plus aisément des dehors d'éléments malades, que leur état de dissémination contribue encore à accentuer.

Il serait trop long de suivre dans le détail les symptômes de réaction pathologique ou de dégénérescence proprement dite isolément observables çà et là, même dans les chambres les moins éprouvées. Quant aux phénomènes susceptibles de se généraliser dans une chambre, ou de s'y montrer

tout au moins avec une fréquence qui oblige à les regarder comme assez caractéristiques, trois surtout méritent de fixer l'attention.

C'est en premier lieu la distribution topographique des dégénérescences dans un épithélium choriogène plus ou moins éprouvé, mais non ravagé en masse. Les éléments malades ou nécrosés ne s'y montrent pas disséminés isolément parmi les autres, mais conservent entre eux des rapports de contact. Souvent ils forment par leur ensemble un réseau dont les mailles enserrent des cellules saines; ce réseau, qu'on voit le mieux sur les coupes tangentielles de la chambre où ils se montrent de face, est tout à fait pareil à celui qui a été signalé chez les fourmis par Blochmann (86). D'autres fois ils forment des plages continues tendant à envahir des parties considérables de l'enveloppe choriogène. Sur la fig. **23**$_t$, où les éléments nécrosés se détachent en noir, on voit à gauche, en haut, une telle plage et au-dessous une alternance de cellules normales et de cellules mortes correspondant à la coupe perpendiculaire d'un réseau. Quelles que soient les variantes, c'est, pour le fond, l'irradiation des dégâts déjà rencontrée dans les spermatocytes de *Forficula* et dans les cellules nourricières de *Bombus* : les mouvements de dégénérescence semblent se transmettre de cellule à cellule par une véritable contamination. Le terrain doit évidemment être préparé, mais, cette condition donnée, il n'est pas impossible que l'entrée en scène des phénomènes nécrobiotiques et nécrotiques soit déterminée par des substances toxiques directement reçues d'une cellule ayant déjà succombé.

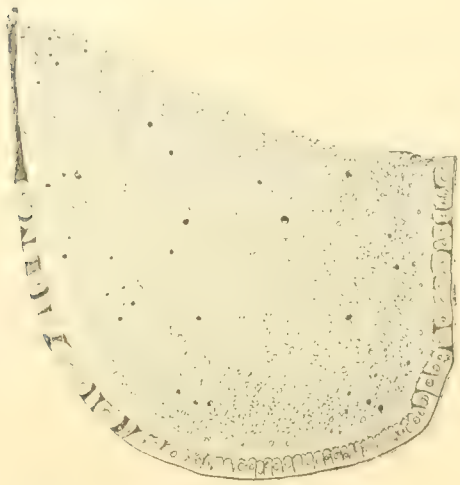


Fig. **23**$_t$. *Bombus terrestris* sphérularisé, région postérieure d'une chambre ovocytaire montrant la distribution topographique des ravages dans l'épithélium choriogène. — Gross. : 150.

Un second phénomène à signaler c'est la tendance des cellules à abandonner leur disposition en épithélium simple pour se grouper en formations massives. La fig. **106** offre déjà un exemple de ces accumulations qui finissent, dans certains cas mieux caractérisés, par imiter une formation adénoïde de vertébré. L'altération qui conduit à cet état doit être considérée comme étant en grande partie situelle et due à un glissement qui ne saurait manquer de survenir lorsque, par suite de la résorption graduelle

de l'ovocyte ou des nourricières, la formation épithéliale cesse d'être soutenue. Pourtant, l'importance de ce facteur, qui est très réelle, ne doit pas être exagérée : on trouve des enveloppes épithéliales qui ont conservé leur disposition en assise simple à un rang de cellules autour d'un ovocyte en grande partie résorbé. Et en tout cas il est au moins probable que des processus de pullulation contribuent pour une part à la formation des amas compacts : si on ne voit pas de figures cinétiques, dans l'épaisseur de ces amas, on y remarque de nombreux noyaux allongés ou étranglés, des cellules binucléées, qui s'expliqueraient difficilement en dehors de l'hypothèse d'une division directe. Il est à peine nécessaire de dire que les massifs portent très fréquemment des marques de leur nature pathologique : absence de membranes cellulaires, gonflement ou vacuolisation du cytoplasme, hypertrophie du noyau, altération de la colorabilité.

Autre phénomène, la tendance des cellules à expulser leur noyau. Réduite à de faibles proportions, limitée aux cellules de l'épithélium choriogène périovocytaire et à la période d'active formation du vitellus, cette tendance est l'origine des noyaux de Blochmann. Nous avons vu plus haut qu'elle semble pouvoir affecter aussi les éléments épithéliaux de la chambre nourricière et donner lieu à l'apparition de petits noyaux intracytoplasmiques chez les cellules nourricières. Plus généralisé encore, le phénomène marque les débuts de la destruction finale de l'épithélium et c'est alors l'essaimage des noyaux libres, plus ou moins altérés, qui a été signalé ci-dessus à travers les fragments dissociés de l'ovocyte ou des nourricières.

Les fig. **109-112** montrent quelques exemples de cette dernière émission. Dans le cas de la fig. **109**, on peut dire qu'elle ne fait que d'entrer en scène : il existe quelques noyaux libres, hypertrophiés, sur le côté interne de l'épithélium; du côté externe on voit encore des cellules sensiblement normales, tandis que d'autres, situées au-dessous de celles-là, sont fortement gonflées et ont perdu leur structure cytoplasmique : on peut supposer que la mise en liberté du noyau, par éclatement ou par résorption locale de la membrane, y est imminente.

La destruction de la cellule épithéliale débute donc par le cytoplasme. Le noyau devient libre, généralement, avant d'être altéré dans sa structure et est susceptible de se maintenir quelque temps en survie, bien qu'il doive fatalement succomber. La survie se manifeste par des divisions directes, dont on trouve des indices manifestes, et qu'il serait difficile d'interpréter comme des fragmentations cadavériques, la défaillance finale par une con-

densation pycnotique précédant la résorption lente par dissolution graduelle. Les FIG. **110-112** mettent sous les yeux, avec quelques exemples de division directe, le passage graduel de l'aspect normal à celui de simples corps homogènes, hyperchromatiques, disséminés au sein des résidus des ovocytes ou des cellules nourricières.

F. Données sur la castration parasitaire chez la reine de « Bombus terrestris » parasitée par une larve d'Hyménoptère.

La larve ici en cause est un endoparasite grégaire, assez fréquent du milieu de mai au milieu de juillet. Sa présence parmi les viscères du bourdon paraît y être précédée de celle de nombreux embryons libres (identification non faite; cas de polyembryonie?). Tout porte à croire que cette larve est hémophage à ses premiers stades et devient ensuite hémo-stéatophage. L'adulte n'a pu jusqu'ici être obtenu.

Une circonstance importante à relever, parce qu'elle doit influer sur le caractère des dégâts indirects, c'est que, comme chez beaucoup d'endoparasites des chenilles, le développement du système trachéen est très retardé, la larve offrant pendant longtemps une grossière ressemblance avec un nématode fusiforme dont l'annelation serait très marquée. On peut conjecturer que son métabolisme est alors peu actif et donc son influence sur l'organisme hospitalier peu nocive.

Le préjudice s'aggrave avec une certaine soudaineté lorsque, la respiration étant devenue aérienne, les parasites, qui peuvent être présents dans un même hôte au nombre de 50 et plus, et qui évoluent à peu près synchroniquement, entrent dans la phase de leur dernière maturation.

On entrevoit, en somme, une succession de deux régimes d'emprunt, rappelant un peu ceux de *Sphœrularia*, mais n'intervenant que plus tard, quand les ovaires du *Bombus* sont depuis longtemps sortis du repos hivernal et parvenus le plus souvent à un stade d'évolution avancé. Les symptômes de l'affaiblissement parasitaire doivent présenter des analogies dans ces deux cas de parasitisme et aussi des différences. Sans chercher à les distinguer, contentons-nous de relever, comme premières données relatives à la parasitation par l'hyménoptère, quelques particularités plus saillantes; plusieurs d'entre elles se seraient présentées aussi chez les *Bombus* sphérularisés, très vraisemblablement, si on avait soumis à l'exploration un matériel plus abondant.

a. Symptômes paraissant tenir à la soudaineté et à l'époque tardive des emprunts nocifs.

1. Les éléments sont frappés sans ordre. Réserve faite des exceptions qui s'expliquent principalement par les multiples circonstances desquelles dépend l'intensité de l'action parasitique, les ovarioles en état de castration avancée sont du type reproduit dans la FIG. **24**$_t$. Les diverses chambres et, dans une chambre, les divers éléments sont atteints sans aucun ordre assignable. Dans le cas particulier, le premier ovocyte, en partant de la base, est bien conservé, mais son épithélium choriogène et sa chambre nourricière sont en partie détruits; l'ovocyte O_{II}, très déformé, conserve une structure encore reconnaissable, tandis que son épithélium et ses cellules nourricières sont résorbés; viennent ensuite un ovocyte normal, O_{III}, entouré d'un épithélium normal, une chambre à nourricières partiellement ravagée, N_{III}, un ovocyte en pleine dégénérescence, O_{IV}.

Ce désordre dans les défaillances cellulaires ne laisse pas d'offrir des difficultés d'interprétation. Il n'est pas explicable par la seule soudaineté dans l'aggravation des emprunts : cette soudaineté existe dans le cas de *Sphœrularia* sans entraîner, au moins régulièrement, de semblables conséquences. Il ne l'est pas par le seul stade ontogénique, auquel nous avons fait appel pour nous expliquer que l'ovocyte le plus développé soit en général le premier atteint : des éléments relativement jeunes succombent ici, qui dans le cas de la parasitation par *Sphœrularia* auraient résisté.

FIG. **24**$_t$. — *Bombus terrestris*, ovariole d'une reine hébergeant de nombreux exemplaires d'un hyménoptère non déterminé. — Gross. : 40.

N_I, 1re chambre à nourricières en partant de la base, normale en arrière, ayant des dégénérescences en avant; — N_{III}, 3e chambre à nourricières, même remarque; — N_{IV}, 4e; les dégénérescences y débutent en arrière; — O_I, 1re chambre ovocytaire, épithélium avec plages altérées; — O_{II}, 2e chambre ovocytaire : épithélium complètement résorbé; ovocyte à structure reconnaissable, très déformé, creusé aux deux bouts d'une excavation où est reçue la chambre voisine, envoyant une traînée de substance dans N_I; — O_{III}, 3e chambre ovocytaire, normale; — O_{IV}, 4e : épithélium normal; ovocyte en pleine dégénérescence, paraissant diffluer entre les nourricières de la chambre correspondante en déterminant leur dégénérescence.

Il semble que la différence des effets doive être reportée pour une très grande part sur le physiologisme actuel des éléments. Chez un *Bombus* sphérularisé, toute la gonade est, depuis une date reculée, dans un état de vie ralentie comparable à une vie hivernale continuée, et dans ces conditions l'impressionnabilité des éléments est faible, ainsi que nous avons eu à le rappeler ailleurs. Mais chez un *Bombus* parasité tardivement, les cellules se trouvent dans une période de vie active et ont acquis par là une sensibilité devant laquelle les différences de stade sont devenues secondaires; de légers écarts dans la vigueur individuelle des divers éléments suffisent alors à expliquer le désordre observé.

2. L'enveloppe musculo-trachéolaire se contracte sur son contenu résiduel en le déformant. Les résorptions qui se produisent rapidement à toutes les hauteurs de l'ovariole déterminent un affaissement irrégulier et une rétraction en tous sens de l'enveloppe péritonéale, d'où résultent des déplacements irréguliers et des déformations du contenu résiduel. Tantôt ce contenu est comme télescopé par suite de la rétraction qui se produit dans le sens de l'axe, les chambres qui étaient en série se plaçant de front; tantôt des parties plus molles et moins résistantes sont moulées contre les parties voisines et comme injectées dans les interstices qu'elles comprennent; c'est ainsi que l'ovocyte O_{II} de la FIG. **24**$_t$ a reçu dans sa masse les cellules nourricières de la chambre correspondante, dont quelques noyaux s'y laissent encore identifier; ainsi encore que ce même ovocyte s'engage en haut autour de la chambre ovocytaire qui le suit, et en bas autour et dans la chambre à nourricières qui le précède.

b. Symptômes de contagion cytopathologique chez des éléments d'espèces différentes.

Nous nous sommes occupé plus haut d'altérations dégénératives se propageant de cellule à cellule autour d'un premier foyer, mais il s'agissait d'éléments de même sorte, spermatocytes ou cellules épithéliales; ici se présentent des cas plus remarquables où le déterminant des dégénérescences semble s'irradier d'une cellule donnée sur des cellules d'espèce différente.

Dans l'ovariole de la FIG. **24**$_t$, l'ovocyte en dégénérescence O_{II} paraît bien avoir communiqué l'ébranlement morbide aux nourricières de la chambre N_I, où les apicales seules sont atteintes; plus haut, O_{IV}, dont l'état

pathologique est rendu manifeste par une structure grossière et un hyperchromatisme prononcé, aurait déterminé de même la défaillance de plusieurs cellules nourricières à la base de N_{IV}, et peut-être à la région antérieure de N_{III}, à travers l'enveloppe choriogène demeurée saine.

c. Variabilité dans le sort de l'épithélium choriogène.

1. *Destruction précoce totale.* — Dans certaines chambres, l'épithélium dégénère et se résorbe totalement autour de l'ovocyte avant que celui-ci soit entré dans un état de désagrégation très marquée, O_{II}, FIG. **24**$_t$. La marche des phénomènes n'a pas été suivie, mais il semble que la cytolyse finisse par liquéfier les éléments sans qu'ils soient absorbés en nature par l'ovoplasme, rien ne permettant d'y reconnaître leurs restes.

Les conséquences de la destruction sont intéressantes à remarquer sur ce même exemple. N'étant plus en rapport avec la formation qui constituait à la fois pour lui une enveloppe protectrice et un intermédiaire d'échanges, l'ovocyte était incapable, semble-t-il, de conserver sa forme et sa vitalité; il a obéi passivement à la constriction de la gaîne péritonéale.

2. *Destruction partielle.* — On remarque déjà dans la même FIG. **24**$_t$, en O_I, des défaillances partielles de l'enveloppe choriogène, rappelant tout à fait celles qui ont été signalées chez les *Bombus* sphérularisés. Il n'y aurait pas lieu d'y revenir, n'étaient les circonstances nouvelles et assez remarquables dont ces destructions peuvent s'accompagner.

La FIG. **25**$_t$ reproduit en coupe longitudinale peu profonde une chambre ovocytaire âgée, dont le contour altéré par la pression des éléments voisins accuse une vitalité très affaiblie ou totalement abolie. L'image est frappante avant tout par l'existence d'une large interruption de l'épithélium, qui a mis à nu, dans la région moyenne, près du quart de la surface latérale de l'ovocyte. L'exploration de la suite des coupes permet de reconnaître qu'il s'agit d'une interruption faisant tout le tour, découpée comme à l'emporte-pièce dans une assise de cellules parfaitement saines.

L'état de l'ovoplasme fournit quelques renseignements sur le sort des cellules disparues. Dans la zone dénudée il se montre comme tuméfié, si bien qu'il vient affleurer à la surface externe de l'épithélium conservé; sa structure est d'ailleurs altérée sur une assez grande profondeur et les

FIG. 25$_{t}$. *Bombus terrestris*, mêmes conditions que FIG. 24$_{t}$; chambre ovocytaire montrant une destruction locale de l'épithélium. — Gross. : 150. *Bl*, noyaux de BLOCHMANN; — *ech*, épithélium choriogène normal; — *o*, ovoplasme sous-jacent à l'épithélium normal; — *om*, ovoplasme modifié, directement recouvert par la basale de l'épithélium disparu; — *sph*, sphérules colorables dérivant des noyaux épithéliaux effondrés dans l'ovoplasme.

noyaux de BLOCHMANN, bien conservés au-dessus et au-dessous de la lésion, sont très condensés à son niveau. Or, dans cette région plus altérée, principalement au voisinage de l'épithélium normal, il est possible d'identifier quelques noyaux épithéliaux, qui se transforment graduellement en simples sphérules très colorables et homogènes, *sph*. On peut donc croire que les éléments de l'épithélium disparu n'ont pas été simplement histolysés, mais se sont effondrés massivement dans l'ovoplasme. Cette absorption ou, si l'on veut, cette accession, survenant dans une grande cellule à tout le moins très affaiblie déjà, n'aurait pas été suivie d'une assimilation proprement dite, et n'aurait donné lieu qu'à une tuméfaction anomale, à une sorte de tumeur cellulaire.

Quoi qu'il en soit, il convient de remarquer que le cas dessiné est loin d'être unique. La zone de dénudation n'occupe pas toujours la même place, mais les autres circonstances se retrouvent chez plusieurs ovocytes, dans les coupes étudiées.

3. *Persistance avec ou sans phagocytose.* — A côté des chambres où l'épithélium succombe avant les cellules de la lignée sexuelle ou simultanément avec elles, il y en a un plus grand nombre, encore ici, où il leur survit. Son comportement pendant la dégénérescence et la résorption de l'ovocyte est variable : il peut phagocyter ou ne pas phagocyter.

La phagocytose ne paraît intervenir que dans les chambres âgées, où existent déjà des boules vitellines, et se reconnaît précisément à ce que quelques-unes de ces boules se montrent à l'intérieur des cellules épithéliales. Le phénomène devant se retrouver un peu plus loin, dans des ovarioles en état de castration accidentelle ou nutriciale, il suffit de l'indiquer ici en passant, pour constater qu'à ce point de vue la castration parasitaire ne fait pas exception.

Chapitre III.

La castration parasitaire est-elle un phénomène „sui generis"? Altérations non parasitaires de la gonade femelle chez divers insectes.

A voir le parasitisme retentir en quelque sorte électivement sur les gonades, on est amené à se demander si les altérations qu'il y détermine sont identiques ou non à celles qui peuvent y survenir sous d'autres influences et qui constituent, soit dit au moins en vue de la brièveté et de l'unification du langage, autant d'autres formes de castration indirecte.

Pour résoudre la question, le mieux assurément serait d'étudier ces diverses formes dans les espèces mêmes où nous avons décrit les phénomènes parasitaires, et les résultats de l'enquête seraient d'autant plus concluants qu'ils auraient été rendus plus comparables terme à terme par le parallélisme des données relatives à la même espèce et à la même gonade.

Mais les recherches de cytopathologie laissent moins que d'autres la liberté de remplir un cadre méthodique arrêté d'avance; on doit s'y accommoder d'un matériel fourni à peu près par le hasard et utiliser, au moins pour une première approximation de la solution cherchée, les données qu'il apporte.

Les altérations non parasitaires de la gonade mâle chez la forficule commune se présenteraient *a priori* comme particulièrement intéressantes à traiter ici. Mais, seules les altérations dues à la sénilité ou à la captivité ont pu être cursivement explorées, et les phénomènes entrevus n'ont rien d'assez nouveau, par rapport à ceux de la castration parasitaire, pour qu'il y ait lieu d'y insister. Remarquons seulement qu'à l'état d'épuisement sénile un peu prononcé les testicules sont macroscopiquement très réduits, surtout dans la région apicale où ils montrent un état de délabre-

ment manifeste; la zone germinale est dégarnie, parfois complètement vide, les premières cellules susceptibles d'identification étant des spermatocytes. Au-dessous, les colonies sont rarement intactes; il s'y est produit des résorptions et un mélange hétérogène d'éléments normaux de stades très divers, d'éléments plus ou moins altérés ou franchement monstrueux, de restes pycnotiques et de spermies mûres enchevêtrées.

Il ne sera donc question que des altérations ovariennes. Elles seront étudiées en premier lieu chez les Muscides entomobies, objet direct de ces *Recherches*, et ensuite chez le bourdon reine déjà mis à profit pour l'étude de la castration parasitaire. Quelques données subsidiaires seront empruntées à l'abeille reine et jointes à celles du bourdon, quelques-unes aussi à la forficule.

A. Altérations ovariennes non parasitaires chez les Muscides à larves entomobies.

a. Aperçu des conditions générales dans lesquelles de telles altérations peuvent se montrer.

Même à ne considérer que les dégâts assez graves et assez généralisés pour que la gonade puisse être dite en état de castration, les conditions où ils se montrent sont variées, parfois suffisamment précises pour laisser entrevoir une cause au moins probable des accidents, d'autres fois trop vagues pour tirer de l'incertitude à cet égard.

α. Tantôt il s'agit de mouches ovilarvipares prises libres en état de gravidité, l'utérus postérieur bourré d'œufs à divers stades de développement embryonnaire : *Fausta radicum*, *Blepharidea vulgaris*.... Les ovaires sont alors très réduits, affaissés et flétris. L'apparence de délabrement tient en partie à la contraction de la paroi de l'ovariole, dans la région qui correspond aux chambres évacuées, en partie à des amas jaunâtres formés dans cette région par les restes des enveloppes épithéliales incomplètement résorbées [1], en partie aussi à l'état de dégénérescence d'un grand nombre

[1] Ce sont les *corps jaunes* de Stein. Dans son travail sur les ovaires des fourmis ouvrières, E. Bicford (95) désigne sous le nom de « gelbe Körperchen » des amas ovoïdes situés à une hauteur quelconque de l'ovariole, qui ne peuvent être que des résidus de chambres dégénérées en bloc, auxquels ne peut plus s'appliquer le terme introduit par Stein.

des chambres restantes, où l'ovocyte avait atteint près de la moitié de sa taille définitive.

C'est un état de choses marquant normalement la fin d'une période de ponte. Les dégénérescences peuvent être interprétées comme des symptômes d'épuisement ou de sénilité. Il se pourrait aussi que des toxines, rejetées par la masse considérable des embryons, durant leur période de rapide développement, et transportées dans tout l'organisme, semblent frapper de préférence les chambres ovariennes moyennement développées, parce que les éléments s'y trouvent actuellement plus sensibles aux influences nocives que ceux des chambres plus jeunes et que ceux des organes autres que les gonades, où l'on n'observe rien d'anormal.

L'idée de toxines rejetées par les embryons n'est qu'une hypothèse; elle serait d'accord avec le fait que le développement d'un grand nombre d'embryons comporte un métabolisme actif, difficile à concevoir sans produits de désynthèse toxiques; avec le fait aussi que les toxines alimentaires ou physiologiques de l'organisme maternel se localisent aisément dans l'œuf, mais pour être éliminées par l'embryon [1]. L'idée que les éléments des chambres moyennement développées se trouvent comme à un point critique où leur vulnérabilité est particulièrement prononcée, n'est que la traduction des faits d'observation.

β. Tantôt c'est une mouche ovilarvipare, *Blepharidea vulgaris*, obtenue par élevage de la chenille où elle a passé son existence larvaire et qui est étudiée dès sa sortie du puparium. Elle appartient à cette catégorie d'espèces, signalée dans le mémoire I, qui développe précocement et comme d'un seul coup toute sa ponte effective (3-4 œufs par ovariole). On trouve souvent, bien que pas toujours, que toute la partie supérieure des ovarioles, jusqu'aux grands ovocytes, est frappée de dégénérescence.

L'altération, ici, n'est pas remarquable par sa seule précocité, elle se place à part par cette double circonstance qu'elle atteint des éléments jeunes et coexiste avec le développement régulier de tous les œufs qui devaient effectivement venir à bien. On serait tenté d'y voir un phénomène physiologique lié à la limitation de la ponte; mais cette vue serait contraire au fait que la dégénérescence ne s'observe ni chez les individus pris libres, ni chez tous les individus venus d'élevage. Sans nier la part d'influence qui peut revenir à une prédisposition spécifique des organes, il faut l'attribuer

[1] Voir la note récente de R. Lewy (12) sur l'arachnolysine.

surtout aux conditions défavorables du développement post-embryonnaire, la larve ayant vécu dans des chenilles captives mal nourries.

γ. Tantôt encore ce sont des mouches ovilarvipares obtenues par élevage de l'hôte, conservées en captivité et abondamment nourries jusqu'à ce qu'elles soient mortes d'elles-mêmes. Les femelles d'*Echinomyia fera*, gardées dans ces conditions en présence de mâles, ne s'accouplent pas; leurs œufs mûrissent en nombre, descendent dans l'utérus incubateur qu'ils distendent comme chez les femelles libres, mais ne s'y développent point et finissent par y dégénérer en masse ([1]); la mort survient avant que les ovarioles soient épuisés et on trouve dans les chambres restantes un très grand nombre de dégénérescences.

Ici, ni l'épuisement ni la sénilité ne peuvent être invoqués. Les dégénérescences ovariennes aussi bien que la mort prématurée de l'insecte paraissent imputables à un état pathologique introduit par la rétention forcée d'une grande quantité d'œufs, qui meurent dans l'utérus incubateur et s'y altèrent simultanément, non sans doute sans rejeter dans l'organisme maternel une surabondance de produits toxiques qu'il est impuissant à éliminer.

([1]) La parthénogénèse facultative ne semble pas exister chez cette espèce, où la non-fécondation n'empêche pourtant pas la descente normale des œufs, ni leur accumulation dans l'utérus postérieur.

Il faut noter à cette occasion que chez les femelles non fécondées de *Gymnosoma rotundatum*, espèce ovipare, les œufs sont condamnés aussi à ne pas se développer, mais ils sont néanmoins pondus et collés à l'ordinaire sur le corps d'un hôte approprié; leur nombre total demeure très inférieur à celui d'une ponte normale; il y a réduction globale, comme dans le cas des phasmes parthénogénétiques étudiés par R. DE SINÉTY (01).

L'absence de parthénogénèse a été signalée déjà comme très probable chez un autre diptère, *Lonchoptera furcata*, par v. MEIJERE (06).

Dans ses très intéressantes recherches sur les *Glossina*, ROUBAUD n'a pas manqué de suivre le sort des œufs non fécondés. Il n'y a pas non plus de parthénogénèse. Dans une première note (09), l'auteur constate que la non-fécondation empêche la descente des œufs (« auto-régulation de la gestation »). Dans une communication ultérieure (11) il ajoute d'après *Gl. palpalis* ce renseignement que la croissance continue des ovules successifs chasse hors des voies génitales, sans doute par effraction, les ovules plus anciens; ceux-ci dégénèrent dans la cavité générale, où il a retrouvé jusqu'à cinq coques vides.

On voit, en somme, que chez les Muscides jusqu'ici étudiées la non-fécondation est suivie de la non-parthénogénèse, avec des circonstances secondaires assez diverses :

1° Il y a maturation ovarienne de l'œuf, descente dans l'utérus, ponte extérieure (*Gymnosoma rotundatum*);

2° Il y a maturation ovarienne, descente dans l'utérus, mais non pas ponte (*Echinomyia fera* et diverses autres espèces);

3° Il y a maturation ovarienne, mais non descente dans l'utérus (*Glossina*, ROUBAUD).

δ. Enfin, il est fréquent de rencontrer chez des femelles ovilarvipares ou ovipares, libres ou obtenues d'élevage, des dégénérescences ovariennes qu'il n'est pas possible de rattacher à une cause définie et qui doivent être provisoirement qualifiées de défaillances accidentelles.

b. Données cytopathologiques.

Dans les cas énumérés, l'état pathologique du matériel se manifeste déjà dans les traitements par un certain degré de raccornissement et d'hyperchromasie qui rendent difficiles un bon étalage et une bonne différenciation des coupes.

Les dégénérescences prennent des allures assez différentes d'un cas à l'autre, mais indépendantes, dans une large mesure, de la nature de la cause : presque toujours les différences observables paraissent tenir à quelque circonstance accessoire, du côté de cette cause même ou du côté de l'organisme.

Les observations faites sont trop incomplètes pour permettre une reconstitution générale des processus, si tant est qu'ils se déroulent suivant une marche toujours la même. Les notes qui suivent n'ont pour but que de signaler quelques faits un peu plus saillants, ou susceptibles d'une description plus précise.

α. *Données sur les ovocytes.*

Dans ses recherches sur les coléoptères, Knoche (08) est arrivé à ce résultat que les œufs peuvent être considérés comme ayant souffert de la faim, quand leur protoplasme prend une certaine structure à larges mailles particulièrement caractéristique : « überall dort, wo eine derartig weitmaschige Protoplasmastruktur in den Ovarialeiern bzw. im Endfach vorhanden ist, die Ovarien unter Hunger zu leiden haben » (op. cit., p. 226). Les ovocytes des *Blepharidea* qui ont passé la dernière période de leur existence larvaire chez des chenilles captives se montrent fréquemment modifiés dans ce sens, fig. **114**. La modification est surtout sensible chez ceux qui ne sont qu'à moitié développés, mais se remarque encore au moment où la membrane vitelline va se constituer. C'est un symptôme qui, seul, accuserait une nutrition cellulaire légèrement insuffisante, un état de souffrance plutôt qu'une dépression voisine de la mort.

Une altération plus grave, paraissant liée au fléchissement au moins imminent de la vitalité de la cellule, c'est l'apparition dans l'ovoplasme de plages irrégulières, hyperchromatiques à divers degrés, où la structure est plus ou moins oblitérée, FIG. **115**. Les ovocytes où elle se montre se rapetissent progressivement et deviennent de plus en plus chétifs, sans doute par suite d'une prédominance successivement plus accentuée des phénomènes cataboliques sur l'anabolisme, puis se résorbent, peut-être par cytolyse périphérique, jusqu'à se transformer en une masse résiduelle de plus en plus condensée et sombre, incluant des parties hyperchromatiques, laquelle se désagrège enfin diversement.

β. *Données sur les cellules nourricières.*

Ces éléments étant appelés à dégénérer physiologiquement, dans les ovaires normaux, leurs altérations dans les ovaires pathologiques devraient être, à ce qu'il semble, des phénomènes devançant leur date, mais non des phénomènes nouveaux. En réalité, après une période de coïncidence, les deux sortes d'altérations prennent des caractères distincts.

Dans les conditions pathologiques aussi bien que dans les conditions physiologiques, la dégénérescence s'annonce, suivant le processus que REICHENOW (08) pose comme règle assez commune, dans la dépression cellulaire en général, par une croissance exagérée du noyau et un rejet compensateur de chromatine. Le rejet se fait ici principalement, sinon exclusivement, sous la forme d'une diffusion de substance non figurée, allant imprégner le cytoplasme; celui-ci devient par le fait même apte à fixer plus ou moins les colorants nucléaires. Or, tandis que dans la dégénérescence physiologique le cytoplasme ainsi modifié passe tel quel dans l'ovocyte, à titre de matériel nutritif, dans la dégénérescence pathologique il demeure en place et devient le siège d'altérations ultérieures.

En dépit d'une grande diversité dans les apparences de détail, on remarque une tendance de la matière d'imprégnation à se séparer de la trame cytoplasmique sous la forme de larmes, de corpuscules piriformes, de globules intensivement colorables qui demeurent enclavés dans la masse générale ou deviennent libres à l'extérieur. Beaucoup d'images, comme celles qui sont reproduites dans les FIG. **115**, **117**, font penser à des gouttelettes exprimées par le cytoplasme dans un mouvement de contraction générale qui peut bien être accentué par les réactifs, mais paraît naturel à ce stade

de la dégénérescence. En même temps que ces corpuscules, de forme générale arrondie, le cytoplasme en renferme d'autres de forme quelconque : anguleux, squamiformes ou allongés, qui sont également très colorables et dont la signification générale n'est pas différente.

Parallèlement à ces modifications toutes les parties de la cellule subissent un rapetissement graduel; la chromatine se condense dans le noyau en amas irrégulier et le tout n'est bientôt qu'un reste bariolé, qui se segmente le plus souvent en blocs grossiers et se résorbe petit à petit.

γ. *Données sur les cellules épithéliales.*

Le comportement des cellules épithéliales dans les chambres en dégénérescence est différent suivant que ces éléments succombent de bonne heure ou qu'ils survivent à la destruction de l'ovocyte ou des cellules nourricières. Dans un cas il n'y a pas de phagocytose, dans l'autre ce phénomène peut intervenir.

1. Bien que les cellules épithéliales soient en général beaucoup plus résistantes vis-à-vis des influences nocives que les éléments de la lignée sexuelle, il peut se faire qu'elles soient les premières frappées. C'est ce qui arrive en particulier chez les espèces qui développent précocement dans leurs ovarioles un nombre limité d'œufs, telles *Cyrtophlebia elata*, *Blepharidea vulgaris*, et dont les chambres jeunes montrent dès l'éclosion, ou tout au moins après l'expulsion de la ponte effective, des dégénérescences en masse.

Chez divers exemplaires de *Cyrtophlebia* obtenus d'élevage, il n'existe pas une de ces chambres où l'épithélium soit sain. Dans celles où il est le moins ravagé les cellules sont distinctes, mais d'aspect très particulier : le noyau est géométriquement sphérique, rempli d'une substance homogène demeurant gris sale dans les HEIDENHAIN (fixation au formol picro-acétique), où baigne seulement, en fait de formation colorable, une sphérule nucléolaire; le corps cytoplasmique est fortement gonflé, presque entièrement résous en liquide et comparable à une grande vésicule circumnucléaire. A un stade plus avancé, l'épithélium n'est plus qu'une zone loqueteuse où l'on ne distingue pas les cellules; elles semblent s'être déchirées par éclatement en laissant des restes très déformés, qui seront peu à peu résorbés.

Chez les *Blepharidea* qui ont pu être étudiés, les ravages sont moindres.

Les dégénérescences proprement dites ne portent que sur une partie des cellules épithéliales; le reste pourtant ne semble pas exempt d'un premier degré d'état réactionnel indiqué par un gonflement général, l'atténuation ou l'estompage des structures et la diminution de la colorabilité. Les éléments en dégénérescence avancée tranchent vivement sur ce fond par leur taille plus petite, un état de condensation manifeste, une colorabilité diffuse plus ou moins exagérée, qui finit par transformer la cellule en une masse impossible à différencier, dans les procédés régressifs.

La distribution topographique des éléments en dégénérescence offre les diverses particularités déjà signalées chez les *Bombus* en état de castration parasitaire. La FIG. **116** montre en *r f* une plage de dégénérescence continue où les cellules ne sont plus représentées que par des restes denses, très hyperchromatiques.

2. Reste à examiner le cas, de beaucoup le plus fréquent, où les cellules épithéliales ne dégénèrent que longtemps après celles de la lignée sexuelle. Ce qui en fait l'intérêt spécial, c'est moins la dégénérescence elle-même qu'un ensemble de modifications dont elle est généralement précédée : modification de forme et de disposition situelle conduisant à des aspects très particuliers, et modification de physiologisme caractérisée par l'englobement de particules abandonnées par les nourricières ou l'ovocyte.

A la première catégorie se rattache en premier lieu un accroissement apparent en hauteur. A un stade avancé, où l'épithélium devrait être plat, il est cylindrique, et cela non par arrêt de développement, mais par retour à un état antérieur. La FIG. **118** offre un exemple de cette modification; la présence d'une forte membrane vitelline fixe la date de la dégénérescence et permet d'affirmer que lorsqu'elle a débuté l'épithélium devait être plat, ou en d'autres termes que son état actuel reproduit celui qui avait précédé le grand accroissement de l'ovocyte. Il suffit de réfléchir à ces circonstances pour se rendre compte que l'allongement des cellules n'est pas le fait d'une croissance en hauteur, mais celui d'un changement de forme amené par le renversement des conditions qui avaient auparavant déterminé leur aplatissement : ces cellules s'étaient affaissées sur elles-mêmes en s'élargissant parce que l'ovocyte grandissait rapidement en distendant son revêtement épithélial, elles se sont relevées en se rétrécissant dès que le rapetissement dégénératif du même ovocyte a fait cesser la distension.

A côté de ces changements de forme, des changements de situation et de disposition respective des cellules : au lieu d'une assise simple, d'épais-

seur uniforme, elles constituent fréquemment une couche irrégulièrement stratifiée, ou des massifs pareils à ceux que nous avons rencontrés chez les *Bombus* en état de castration parasitaire; la FIG. **123** les montre amoncelées en arrière de l'ovocyte en un amas cupuliforme très épais dans sa région moyenne; dans le cas de la FIG. **117** elles forment une enveloppe irrégulièrement stratifiée. On pourrait croire que des divisions directes — on ne remarque aucune figure de division indirecte — interviennent dans la formation de ces massifs, mais ce ne peut être en tout cas que pour une part. Il y a aussi un déplacement de cellules préexistantes déterminé par la disparition graduelle du contenu de la chambre, auquel peut contribuer, suivant toute vraisemblance, la contraction de la paroi propre de l'ovariole.

Les indices de phagocytose abondent dans des images comme celles qui sont représentées FIG. **117**, **121**. Le phénomène porte principalement sur les gouttelettes de substance très chromophile, exsudées, durant toute une période de la dégénérescence, par les nourricières et même par l'ovocyte; c'est la complète ressemblance entre les sphérules noires visibles à l'intérieur des cellules épithéliales et celles qui sont libres dans leur voisinage qui permet de conclure à sa réalité.

Pourtant la phagocytose n'intervient pas nécessairement. On trouve de nombreuses chambres dont le contenu se réduit et se désagrège graduellement sans que l'épithélium, d'ailleurs vivant, présente d'inclusions intracellulaires. Dans quelques cas, comme celui auquel se rapporte la FIG. **118**, on peut croire que la présence d'une épaisse membrane vitelline s'oppose efficacement à l'arrivée de particules massives sur les épithéliales.

D'ailleurs, la phagocytose paraît ne survenir que lorsque les cellules épithéliales sont déjà malades et peu éloignées de leur ruine propre; l'introduction de particules étrangères dans leur soma pourrait être attribuée presque aussi bien à une invasion passive qu'à un englobement actif. Déjà lorsqu'elles sont massées les unes sur les autres, et par là même privées de leurs rapports naturels, on y observe des gonflements et des vacuolisations cytoplasmiques, des disparitions de membranes, des altérations nucléaires indiquant un état de souffrance qui s'accentue graduellement. Et lorsque apparaissent des particules intracytoplasmiques d'origine étrangère, on ne peut individualiser d'ordinaire qu'un petit nombre de cellules, qui soient en même temps bien conservées et porteuses de telles particules, le reste formant un amas désordonné où se mêlent, avec des particules semblables, des noyaux plus ou moins altérés et des débris loqueteux de cytoplasme diffluent.

Les dernières phases de la dégénérescence des cellules épithéliales peuvent déjà se caractériser sommairement d'après ces mêmes images. Le corps cytoplasmique finit par éclater en laissant des débris parmi lesquels les noyaux, devenus libres et eux-mêmes altérés à divers degrés, se résolvent successivement. Dans quelques cas, moins fréquents, il est vrai, que chez les *Bombus* sphérularisés, des noyaux libres encore relativement conservés tendent à se disperser parmi les fragments qui proviennent de la désagrégation de l'ovocyte ou des nourricières, FIG. **122**.

δ. *Données sur les grandes cellules calicinales (pédonculaires) de » Cyrtophlebia elata «.*

Après avoir vu comment se comportent les cellules qui forment soit le contenu, soit l'enveloppe des chambres ovariennes, il ne sera pas hors de propos d'ajouter quelques indications, si sommaires et incomplètes soient-elles, sur une catégorie d'éléments qui, sans appartenir à l'ovariole, peuvent s'y introduire tout au moins dans certains cas de castration indirecte. Les quelques observations faites à ce sujet n'ont porté que sur *Cyrtophlebia elata*.

Chez cette espèce, l'état des ovaires à l'éclosion paraît être particulièrement variable : quelquefois la généralité des ovarioles contient plusieurs œufs prêts à descendre, et d'autres fois le plus avancé est à peine entré dans la période de développement rapide qui précède la formation des enveloppes. Dans ce dernier cas, les dégénérescences peuvent être abondantes, précisément parmi les chambres les plus âgées, et des éléments étrangers à la population régulière des chambres se montrer dans les ovarioles.

Il s'agit de grandes cellules, FIG. **120**, qui se remarquent çà et là, souvent à la partie postérieure de la dernière chambre, quelquefois plus haut, dans l'espace angulaire qui règne entre deux chambres consécutives, lorsque la paroi propre de l'ovariole ne s'applique pas étroitement sur son contenu ; quelques-unes remontent jusqu'à la base de l'antépénultième chambre. Elles se montrent tantôt au voisinage d'une chambre normale, tantôt contre une chambre en dégénérescence, libres, et alors le plus souvent isodiamétrales et irrégulièrement arrondies, ou en contact intime avec l'épithélium de la chambre, et alors plus ou moins déformées et aplaties.

Ces éléments ne peuvent être comparés pour la taille et l'aspect général

qu'à certaines cellules glandulaires ou aux grands néphrocytes. Leur noyau est régulier; il possède un corps chromatique disposé, suivant le type si fréquemment réalisé chez les cellules bien différenciées des diptères, en anses variqueuses, ou perliformes, ou même transversalement striées par places. Leur cytoplasme est nettement réticulé et assez colorable. Il n'y a pas de membrane bien arrêtée. Presque toujours le corps cellulaire renferme, sous forme d'enclaves, de petits noyaux étrangers qui ont parfois une apparence normale, mais montrent bien plus souvent les aspects ordinaires de la fragmentation dégénérative et de la résorption graduelle; il peut aussi n'y avoir que des débris de forme diverse, très colorables, ou de simples vacuoles, correspondant manifestement à des stades plus avancés de cette destruction. Les grandes cellules elles-mêmes ne paraissent pas conserver longtemps leurs allures d'éléments normaux; on en trouve dont la colorabilité et la structure témoignent d'une altération plus ou moins avancée.

Au lieu d'une simple cellule, se sont assez fréquemment des complexes d'un petit nombre de cellules individualisés en un tout qu'on trouve dans les conditions dites. Et alors quelqu'un ou quelques-uns des noyaux peuvent dégénérer prématurément en laissant dans le cytoplasme commun des restes irréguliers de substance très condensée et très colorable.

La présence de tels éléments dans des organes essentiellement clos, et leur ressemblance manifeste avec des phagocytes errants, font songer presque forcément à des amibocytes, qui se seraient introduits par diapédèse à travers la paroi de l'ovariole. En réalité il s'agit d'une tout autre sorte de cellules, dont le rôle phagocytaire, pour n'être pas clairement exclu, demeure en tout cas très problématique.

Les coupes favorablement orientées, où les ovarioles sont en continuité avec le *pédoncule* (« Stiel » de Stein) ou diverticule calicinal qui les supporte, permettent de reconnaître que cette première partie des voies évacuatrices est tapissée de deux sortes d'éléments : d'un petit nombre de très grandes cellules à aspect glandulaire, situées immédiatement au-dessous de l'insertion de l'ovariole, et de cellules cylindriques d'aspect très ordinaire, formant le reste du revêtement. Les premières dérivent d'ailleurs de celles-ci par une différenciation graduelle; elles grandissent beaucoup, prennent peu à peu les caractères structuraux que l'on observe dans les éléments devenus libres, tant que leur dégénérescence n'est pas trop avancée, et montrent une tendance manifeste à se développer vers la lumière du conduit, en y faisant une forte saillie. On remarque en outre, dans certains

pédoncules, qu'à un moment donné toute la région supérieure de l'épithélium subit une chute de cellules plus ou moins généralisée, phénomène sans doute préparatoire à la descente de l'œuf ou des œufs. Les grands éléments se détachent sans entrer proprement en dégénérescence, à ce qu'on croirait par une simple exagération de la saillie qu'ils faisaient déjà dans la lumière du conduit; les petits se détachent aussi, comme par entraînement, dans la région de contact avec les grands, mais chez eux le phénomène est plus manifestement dégénératif : il y a gonflement du cytoplasme, oblitération de sa structure et disparition des membranes; une partie du syncytium ainsi formé demeure souvent adhérente à une grande cellule, ou est englobée dans son cytoplasme, les petits noyaux prenant ainsi les apparences de noyaux phagocytés.

Ces quelques points peuvent être considérés comme assez nettement établis.

Beaucoup d'autres demeurent incertains : où est, dans ces phénomènes, la limite du normal et du pathologique? Par quel mécanisme se fait l'ascension des éléments libres à l'intérieur de l'ovariole et leur glissement entre la paroi propre de ce tube et celle des chambres? Quelle fonction spéciale peut-on reconnaître à des cellules qui paraissent devenues migratrices sur le tard de leur existence, mais qui ne se déplacent peut-être que passivement? Autant de questions qui restent à étudier.

B. Dégénérescences chez « Bombus » et « Apis ».

a. Remarques sur les conditions auxquelles correspondent les cas étudiés.

Les hyménoptères sociaux constituent un objet particulièrement indiqué pour l'étude de la castration non parasitaire chez les femelles. En plus des divers cas de castration accidentelle qui sont communs à tous les insectes, en plus de la castration alimentaire spéciale aux ouvrières ordinaires, on peut y rencontrer chez les ouvrières pondeuses tous les degrés d'un dépérissement ovarien qui est probablement à interpréter comme castration nutriciale tardive.

Nous emprunterons quelques renseignements à un cas de castration accidentelle observé chez *Apis ligustica*. Il s'agit d'une reine relativement jeune trouvée morte, mais encore très fraîche, près de sa ruche, d'où les

ouvrières venaient probablement de la retirer. Elle avait les ovaires en pleine prospérité depuis les chambres terminales jusque près de la base, mais les chambres basales étaient en grand nombre altérées; des symptômes variés semblent indiquer que le cours de la ponte avait été brusquement interrompu par quelque cause morbide, dont le contre-coup avait été principalement ressenti par les ovocytes les plus âgés.

La castration alimentaire appartient par sa cause à la période post-embryonnaire, et comporte, comme symptômes caractéristiques, des arrêts de développement ou des altérations de caractères sexuels même primaires; elle n'entre pas directement dans le cadre de cette étude.

Il en est autrement de la castration nutriciale, qui survient, durant la période imaginale, chez des ouvrières de forte taille dont les organes génitaux se trouvaient en voie de développement. Elle comporte un dépérissement de ces organes qu'il nous importe davantage de connaître. Nous l'étudierons chez de grandes femelles de *Bombus terrestris* capturées en août, butineuses actives, paraissant aptes par l'ensemble de leurs caractères à la fois au peuplement et à l'approvisionnement du nid, mais qui ne montraient à la dissection que des ovarioles irréguliers, contenant çà et là, à diverses hauteurs, des débris jaunâtres de chambres dégénérées, et à leur base, très souvent, un œuf considérablement développé, mais de teinte et de forme anormales, ramassé irrégulièrement sur lui-même ou placé en travers.

Les dégénérescences frappent surtout les chambres les plus anciennes; elles surviennent dans l'ovocyte quand la membrane vitelline est sur le point de se former ou vient de se former. L'ovocyte passe alors par une véritable époque critique, où son impressionnabilité est particulièrement prononcée : c'est dans de semblables conditions que Korschelt (87*b*) a trouvé des dégénérescences chez des femelles de *Reduvius personatus*, de *Bombus lapidarius* et de plusieurs autres espèces.

b. Données cyto-pathologiques.

α. *Sur les ovocytes.*

Ils sont assez généralement les premiers à fléchir. Leurs modifications, qui n'ont d'ailleurs été suivies que dans le corps ovoplasmique, s'y présentent un peu différemment suivant les espèces et suivant l'état plus ou moins avancé de la vitellogénèse.

Bombus. — Dans un ovocyte pauvre en sphérules vitellines, le premier

indice du fléchissement paraît consister dans l'apparition de la structure alvéolo-réticulaire à grandes mailles déjà signalée à propos des Muscides. A mesure que l'état s'aggrave, cette structure devient de plus en plus grossière et l'affinité pour les matières colorantes tend, du moins souvent, à se marquer davantage.

Ainsi modifié, l'ovocyte subit un rapetissement graduel. Cette diminution de volume précède très probablement la nécrose proprement dite et doit être considérée comme la conséquence d'un manque d'équilibre entre la synthèse et la désynthèse, qui va s'accentuant; elle s'apprécie aisément par comparaison avec les chambres normales de même âge, mais ne peut s'apprécier que de cette manière.

Une autre période succède où la résorption continue, mais sur l'ovocyte mort. L'état nécrotique devient manifeste, dans les cas où la défaillance n'est survenue qu'après la formation de la membrane vitelline, grâce à une circonstance particulière : les contractions propres ou les déformations passives de l'ovariole déterminent un brassage général dans lequel la membrane en question se contorsionne capricieusement et pénètre au sein de la masse ovocytaire, FIG. **128**, au lieu de reprendre sa forme comme dans le cas d'un ovocyte vivant. L'ovoplasme ainsi malaxé peut continuer de se résorber jusqu'à disparition totale, sans que son aspect structural se modifie très sensiblement.

Dans les ovocytes riches en vitellus, les modifications débutent de la manière dite, seulement les aspects se modifient bientôt du fait que les corpuscules vitellins semblent se fusionner en une masse homogène, surtout abondante dans les parties profondes de l'œuf, en donnant lieu aux surcolorations ordinaires des formations pathologiques. La présence çà et là de nodules plus denses, ou de fragments de membrane vitelline, ou d'espaces vides tenant à des résorptions locales et, pour une part considérable aussi, à la dissolution des substances grasses, achève de donner aux coupes une physionomie particulièrement caractérisée de matériel nécrosé. La résorption peut s'achever, même dans ce cas, sans complication par des processus nouveaux; le plus souvent toutefois le matériel vitellin de la zone périphérique est activement phagocyté par les cellules épithéliales, FIG. **125**, **126**.

Apis. — Dans l'unique reine étudiée, les dégénérescences les plus abondantes à la fois et les plus remarquables sont survenues après la résorption physiologique des nourricières, et donc au moment où la membrane vitelline venait de se former. A cette époque, les coupes de l'ovocyte

normal offrent un aspect caractéristique, dont on peut déjà prendre une idée par la FIG. **99**, en tenant compte néanmoins de cette remarque que d'ordinaire les sphérules vitellines sont plus abondantes et que le fond ovoplasmique est plus finement structuré et moins chargé de gouttelettes graisseuses.

L'état de nécrobiose semble débuter, comme chez *Bombus*, par un rapetissement graduel bientôt suivi de modifications structurales et chromatiques annonçant la nécrose : le fond général devient dense, cassant, rebelle à la régression chromatique; les noyaux de BLOCHMANN ont disparu; les sphérules vitellines se colorent plus intensivement, se montrent creusées de vacuoles ou comme formées de globules emboités.

Dans certains ovarioles, la dégénérescence a saisi les ovocytes à un stade très avancé, où, à l'état normal, la structure est intermédiaire entre celle que l'on a cherché à reproduire dans les deux FIG. **99** et **100**, les grosses boules vitellines ayant cédé la place à un très grand nombre de particules très petites, de grandeur assez uniforme, et les volumineux globules graisseux n'ayant pas encore fait leur apparition. La résorption ne semble pas s'accompagner alors de modifications chromatiques aussi sensibles; par contre, les coupes sont souvent plus chiffonnées et loqueteuses.

β. *Sur les cellules nourricières.*

Ces éléments sont sujets à une dégénérescence qui n'a rien de commun avec les altérations physiologiques préparatoires à leur absorption par l'ovoplasme, et qui peut les atteindre indépendamment de l'ovocyte correspondant, ou tandis que cet ovocyte est lui-même frappé. Les phénomènes, d'ailleurs, ne sont pas nécessairement synchrones pour toutes les unités d'une même chambre.

Encore ici, les choses paraissent débuter par une réduction de volume qui se poursuit quelque temps sans rien d'autre. Suivent les altérations cytoplasmiques, comprenant comme symptôme principal une dégénérescence probablement graisseuse, d'abord localisée dans la zone périphérique, se propageant plus tard vers le noyau, qui donne lieu à des apparences de structure grossièrement alvéolo-réticulée. Lorsque cette altération est encore peu avancée, les membranes ressortent d'ordinaire avec une rigueur particulière, et alors il est fréquent de constater que les cellules, très sensiblement allongées, sont disposées obliquement en spirale lâche. Le noyau est le dernier, en général, à faiblir; il perd toute apparence de structure régu-

lière; les particules chromatiques, devenues flottantes, s'y amoncellent sans ordre en amas très colorables. Dans cet état, toute la population de la chambre nourricière peut se résorber graduellement jusqu'à disparition complète.

γ. *Sur l'épithélium.*

Ce facteur anatomique mérite d'arrêter spécialement l'attention. On peut énoncer tout d'abord comme règle générale qu'il résiste aux influences nocives ici en jeu, de façon à survivre à la disparition totale des cellules de la lignée sexuelle. Il y a des dégénérescences individuelles de cellules, dont les caractères, il faut le remarquer en passant, reproduisent chez les *Bombus*, avec encore plus de netteté que chez les Muscides, ceux qui ont été signalés par Blochmann chez les fourmis; mais ces défaillances isolées sont tout au plus à considérer comme des incidents d'une lutte dont l'issue n'est pas nécessairement fatale à l'épithélium envisagé comme un tout.

Peut-être, toutefois, faudrait-il faire une distinction entre épithélium de chambre à ovocyte et épithélium de chambre à nourricières. Celui-ci est bien mieux caractérisé comme couche d'enveloppe chez les Bombides et les Apides que chez les Muscides, pourtant il est loin d'atteindre la richesse et la régularité de l'épithélium choriogène; son allure, pendant la résorption des nourricières, est plus quelconque, et on ne l'identifie pas toujours après leur disparition; néanmoins il demeure et se reconnaît dans certains cas, et d'ailleurs, puisque les dégénérescences dont il est ici question se placent à une époque voisine de la résorption physiologique, il est moins étonnant que les images relatives aux chambres nourricières présentent comme des caractères mixtes, jusqu'à un certain point intermédiaires entre ceux de la destruction normale et ceux de la destruction pathologique. Quant à l'épithélium de la chambre ovocytaire, il se conserve, durant toute la durée de la résorption de l'ovocyte, dans un état de prospérité manifeste, caractérisé par la régularité des noyaux, l'abondance et l'état finement structuré du cytoplasme. Après la disparition complète de la cellule femelle il est encore présent, à la base de l'ovariole ou à l'intérieur de son pédoncule, sous la forme d'une poche à paroi chiffonnée, formée d'une assise unique de cellules et se présentant au rasoir sous toutes les incidences.

Il faut signaler en second lieu, dans les cellules de l'épithélium choriogène, toute une série de modifications morphologiques : modification de taille, réelle ou seulement apparente, modifications de forme et de disposition.

Dès que l'ovocyte commence à se rapetisser, l'épithélium tend à passer de la forme basse et plate, qu'il avait pendant que se formait la membrane vitelline, à une forme haute. C'est une modification que nous avons rencontrée déjà chez les Muscides et interprétée comme un allongement purement apparent, dû au retrait latéral que subit l'épithélium dès qu'il cesse d'être distendu. Chez *Bombus*, cette modification se fait suivant deux types différents, dont les FIG. **127** et **128** peuvent respectivement donner une idée : l'assise épithéliale revient simplement à l'état où elle se trouvait avant la distension qui avait accompagné le dernier accroissement de l'ovocyte, ou bien elle prend un aspect festonné, très nouveau pour un épithélium périovocytaire, rappelant un épithélium intestinal; l'allongement des cellules aux dépens de leur largeur commence sans doute, dans ce dernier cas comme dans le précédent, par un retour à un état antérieur, mais cet état est dépassé, sous l'influence d'une constriction générale de l'enveloppe due probablement à la musculature propre de l'ovariole; il y a en même temps un véritable glissement des cellules qui modifie d'une façon sensible leurs positions réciproques.

Chez *Apis*, cette particularité à noter que l'allongement apparent est peu considérable quand la dégénérescence ne survient qu'après la désagrégation des sphérules vitellines, et qu'il s'effectue suivant un type assez spécial quand elle arrive avant. Dans ce dernier cas, FIG. **124**, c'est seulement la partie moyenne de la cellule qui proémine vers l'ovocyte sous la forme d'un gros pseudopode, l'épithélium offrant alors dans les coupes une série de dents qui s'engrènent avec des accidents correspondants de la membrane vitelline. On pourrait se demander si ces sortes de saillies ne seraient pas à interpréter comme des excroissances développées activement par les cellules épithéliales et tendant à englober des particules arrachées à l'œuf; mais il semble, à tenir compte des modifications observées chez *Bombus* et des conditions dans lesquelles s'y présente la phagocytose, qu'il s'agit bien encore ici d'un phénomène passif, réductible malgré ses dehors à une rétraction latérale.

Il y a d'ailleurs, à côté des allongements apparents qui viennent d'être signalés, des allongements réels. Ceux-ci paraissent ne survenir que dans des cas particuliers, et s'accompagner en même temps d'une multiplication acinétique des noyaux et d'une phagocytose active. Les FIG. **125**, **126** sont relatives à ces conditions. Il s'agit d'ovocytes dont le matériel vitellin a donné lieu à la formation de plages centrales plus ou moins homogénéisées et de particules périphériques discrètes, les unes et les autres hyperchro-

matiques. L'allongement des cellules épithéliales et leur activité englobante s'y révèlent simultanément par cette circonstance que les particules hyperchromatiques forment des séries radiales dont plusieurs sont visiblement intérieures aux cellules mêmes. Le contour latéral de celles-ci finit bientôt, il est vrai, par se perdre dans la profondeur de la substance ovocytaire, mais sa direction, qui, dans la région basale où il est bien visible, est exactement celle des files de corpuscules, ne permet pas de douter qu'il ne se prolonge considérablement.

Les renseignements fournis par les images de cette nature sont complétés par d'autres plus favorables encore où l'on saisit les débuts des modifications. On trouve des coupes où toute une région de l'épithélium a conservé la forme relativement basse de la FIG. **127**, le reste ayant pris la forme haute de la FIG. **125**. Or, dans les zones de passage, il est aisé de suivre tous les stades de l'allongement et de se rendre compte qu'il s'agit bien ici d'une croissance effective, non d'un effet de la compression latérale, car celle-ci aurait dû produire partout les mêmes modifications; aisé aussi de constater, à des indices assez nets, que l'allongement des cellules est précédé d'une multiplication des noyaux; dans la région basale de l'épithélium où se fait la multiplication, ces organites sont petits, nombreux, serrés sans ordre, et à partir de là ils deviennent de plus en plus grands et de mieux en mieux sériés.

Quant aux détails des images phagocytiques, ils sont trop conformes aux types communs pour qu'il y ait lieu de s'y arrêter spécialement.

C. Altérations chez « Forficula ».

Sans entreprendre une étude détaillée, qui nous entraînerait à beaucoup de redites, il suffira de se mettre de suite en face de quelques images particulièrement caractéristiques, et d'en déduire la physionomie particulière des phénomènes dans cette espèce. Elles sont empruntées à des insectes normaux capturés en septembre, dont les ovarioles étaient généralement prospères et avaient leur chambre basale distendue par un volumineux ovocyte et sa nourricière-sœur, quelques-uns seulement montrant des dégénérescences : d'après la terminologie adoptée on peut dire que la gonade était en état de castration accidentelle peu prononcée.

Afin de pouvoir apprécier correctement les modifications, rappelons

d'abord quelle est, au stade dont il s'agit, la constitution de la dernière chambre ovocyto-nourricière normale, chez *Forficula*. L'objet est classique et reproduit, d'après KORSCHELT, à peu près dans tous les ouvrages généraux : KORSCHELT et HEIDER (02), fig. 215, HENNEGUY (04), fig. 592, BERLESE (09), fig. 1161. C'est un tout de forme ovoïde, comprenant en arrière la chambre ovocytaire et en avant la chambre à nourricière. L'ovocyte est chargé d'abondantes sphères vitellines qui ont de la tendance, surtout dans les parties profondes, à confluer en une masse homogène dont la substance se raccornit dans les traitements et rend les coupes difficiles. Il est revêtu d'un épithélium simple, de forme basse, riche en éléments sur tout le pourtour convexe extérieur, pauvre et souvent interrompu suivant la face aplatie ou concave qui s'applique contre la cellule nourricière. Celle-ci n'est accompagnée que d'un petit nombre de cellules épithéliales.

La FIG. **131**, où l'on a reproduit en partie la coupe médiane d'une chambre en dégénérescence avancée, permet d'entrevoir, au moins en gros, le sens des altérations pathologiques. L'ovocyte, en bas du dessin, est réduit à un résidu de matière coagulée et cassante, hyperchromatique, servant de gangue à de volumineuses boules probablement graisseuses qui ont disparu dans les traitements en laissant leurs moules vides. La nourricière, à la partie supérieure, n'est plus représentée que par un certain nombre de masses arrondies, denses, très colorables, rendues hétérogènes par la présence de parties plus obscures ou, au contraire, plus claires, occupant les mailles d'un très grossier réseau, et environnées d'un vide qui paraît tenir à leur résorption progressive. Les épithéliales, par contre, sont bien conservées; elles sont seulement profondément modifiées, quant à la disposition surtout : au lieu d'une assise simple, elles constituent autour du résidu ovocytique une couche massive, assez dense dans sa zone externe où les noyaux sont plus rapprochés, plus lâche et vacuoleuse dans sa zone interne. Cette même formation est considérablement développée dans la région qui correspond à la limite commune des chambres ovocytique et nourricière, et envoie des travées parmi les masses résiduelles qui représentent la cellule nourricière.

La FIG. **130** est relative à un stade plus avancé, auquel la résorption des débris dégénératifs est presque totale. Les éléments épithéliaux constituent un massif devenu compact, à l'intérieur duquel l'ovocyte et la nourricière ne sont plus représentés que par une lacune centrale peu importante et par quelques particules hyperchromatiques éparses çà et là. L'aspect his-

tologique du massif n'a rien qui indique un état proprement pathologique : les cellules y sont associées assez lâchement, mais sans interposition de lacunes; leurs limites ne sont généralement pas visibles. Le massif est renfermé dans une sorte de capsule se présentant comme une membrane à double contour, homogène, colorable, qui s'invagine par places en insinuant ses plis entre les cellules : c'est probablement une forte basale, qui passe aisément inaperçue dans les préparations d'ovaires normaux où elle est très délicate parce que très distendue, mais doit augmenter d'épaisseur en se rétractant, durant la résorption du contenu de la chambre, et devenir par suite très visible; sa colorabilité n'est qu'une conséquence de cette condensation successive.

Les indices de phagocytose sont nuls ou à peine saisissables, dans les chambres dessinées. Dans d'autres ils sont assez nets, et on peut dire que, chez *Forficula* comme chez *Bombus*, la résorption des cellules nécrosées s'achève avec ou sans intervention de ce phénomène.

La particularité la plus marquante, chez *Forficula*, c'est assurément la transformation de l'épithélium en un massif qui, à s'en tenir aux images histologiques, soutiendrait le rapprochement avec un amas néoplasique. Quel est le mécanisme de sa formation? L'idée d'une pullulation se présente si naturellement à l'esprit qu'il faudrait avoir des raisons positives pour l'exclure plutôt que pour l'accepter, et il faut dire de suite que le nombre des noyaux, leur disposition fréquente par paires, l'orientation quelconque de ces paires, dans les parties les plus lâches du massif, ont leur interprétation la plus naturelle dans un processus de division directe des noyaux seuls. Il semble pourtant que la constriction générale, à laquelle on a rattaché plus haut les modifications situelles qui surviennent dans les épithéliales chez *Bombus*, demeure encore ici un facteur important, peut-être même le principal; son intervention d'ailleurs est manifeste dans l'état tourmenté de la membrane basale.

Jusqu'à quel point ces phénomènes se retrouveront-ils dans les cas de castration parasitaire? La FIG. **113**, empruntée à une forficule qui hébergeait une larve III de *Ceromasia rufipes*, semble permettre d'affirmer que l'épithélium est encore très prospère, au point de montrer des figures cinétiques, quand l'ovocyte est déjà en désagrégation; mais l'état très normal de la presque totalité des ovarioles oblige à douter s'il ne s'agit pas, dans le détail dessiné, d'une dégénérescence purement individuelle.

Chez des forficules où l'influence des grégarines s'ajoute à l'épuisement sénile, le contenu de tous les ovarioles se montre réduit, au moins parfois, à un amas dégénératif assez complexe, parsemé de blocs ou de granules très colorables, qui paraît bien formé pour le fond de cellules épithéliales modifiées.

Cette ruine totale peut être précédée de symptômes qui, se montrant communs à tous les ovarioles d'un même individu, doivent se rapporter à un processus assez général, et semblent prendre de ce chef une certaine importance. Soit comme exemple l'image reproduite FIG. 26*t*. C'est une chambre basale empruntée à une forficule âgée et infestée de nombreuses grégarines, saisie par la dépression durant la reprise du mouvement ovogénétique qui succédait à une dernière ponte, comme on peut le déduire des dimensions des ovocytes de remplacement et de la présence des corps jaunes. Tout un ensemble de particularités y indique un état de réaction nécrobiotique prononcée. L'ovocyte montre çà et là des plages à structure plus estompée, se détachant sur un fond plus riche et plus vigoureux (détail non rendu dans le dessin), des granules très colorables bien distincts des vrais globules vitellins qui ne devaient se montrer que plus tard, des vacuoles paraissant tenir à la dissolution de gouttelettes graisseuses, et enfin des blocs parfois considérables d'une substance hyperchromatique. La cellule nourricière est principalement remarquable par la présence d'une grande vacuole simple ou, exceptionnellement, multiple, dans laquelle on aperçoit fréquemment un léger coagulum, en forme de précipité, qui exclut l'idée d'une production artificielle. Ces vacuoles très spéciales atteignent à peu près la même importance dans tous les ovarioles et correspondent sans doute aux mêmes

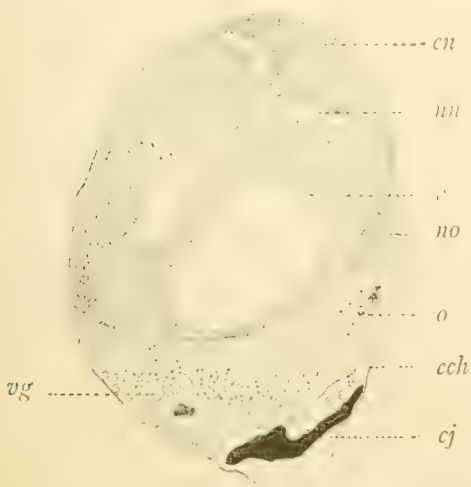


FIG. 26*t*. *Forficula auricularia*, début des dégénérescences de la chambre basale qui semblent mettre fin à l'ovogénèse (sénilité compliquée de parasitisme; tous les ovarioles dans le même état). — Gross. : 230.

cj, partie de *corps jaune* (?) ayant retenu un excès de colorant; — *cn*, corps cytoplasmique de la cellule nourricière; — *ech*, épithélium choriogène; — *nn*, noyau de la cellule nourricière; — *no*, noyau de l'ovocyte; — *o*, corps ovoplasmique avec indices de structure nécrobiotique; — *v*, grande vacuole à coagulum (réservoir temporaire des produits du catabolisme nécrobiotique (?)); — *vg*, petites vacuoles probablement graisseuses.

perturbations du physiologisme normal. Quant aux cellules épithéliales, tout y est régulier, sauf peut-être une tendance à la vacuolisation qui ne paraît pas proprement maladive et qui pourrait bien s'interpréter comme le résultat d'une sorte d'hypernutrition aux dépens de matériaux abandonnés par l'ovocyte. Rien n'empêche de supposer qu'elles sont appelées à survivre.

Il est à peine nécessaire d'ajouter que, même en admettant pour un cas donné une relation vraie entre l'état de choses correspondant à la FIG. **26**$_l$ et l'état de castration définitive, on ne doit pas s'attendre à ce que toute castration sénile offre à l'observation des images correspondantes. Tout semble indiquer que les désordres dégénératifs entrent en scène à des époques et avec des allures très variables.

D. Examen de quelques données de la littérature sur les dégénérescences non parasitaires dans les gonades.

a. Données sur les dégénérescences précoces.

On a souvent signalé, dans les organes reproducteurs, des dégénérescences précoces atteignant des cellules de la zone germinale. S'il s'agit de vertébrés, P. BOUIN (97) fait remarquer qu'il suffit d'une coupe empruntée à un testicule jeune et d'ailleurs normal pour en obtenir de nombreux exemples; et quant aux hexapodes, cette fraction si prépondérante des invertébrés, BERLESE dit très justement (09, p. 923) qu'elles y sont fréquentes.

KORSCHELT (87$_b$), à propos des dégénérescences ovariennes rencontrées dans plusieurs espèces, rappelle que de tels phénomènes avaient été signalés déjà par A. SCHNEIDER (85) et rattachés par lui à la condition sénile de l'insecte, opinion qu'il semble disposé lui-même à adopter.

Il est clair que l'interprétation ne vaut pas pour tous les cas.

Elle ne vaut pas pour l'ovaire de *Dytiscus*, où GIARDINA (01) a trouvé une résorption normale de *rosettes*, intervenant pour une bonne part dans la disposition en série des groupes germinaux survivants.

Elle ne vaut pas pour le testicule de *Leptinotarsa*, où, plus récemment, WIEMAN (10) a décrit des processus dégénératifs portant sur des cellules

épithéliales de l'organe larvaire, qui conduisent à la formation d'une cavité plus tard remplie de spermies mûres et libres [1].

D'ailleurs, à côté des destructions de cette sorte, qui ont leur place marquée dans les processus normaux de l'ovogénèse et de la spermatogénèse, il y en a forcément d'accidentelles, tenant sans doute à de véritables tares congénitales. Des vices de constitution peuvent bien atteindre les cellules comme les organismes et les mettre dans un état d'infériorité qui les condamne à succomber dans les mêmes conditions où d'autres, mieux douées, résisteront et feront souche. Ces nécroses accidentelles se multiplieront d'ailleurs d'autant plus que les conditions de vie seront moins favorables et on pourra voir apparaître dans les chambres jeunes d'un ovaire un état nécrobiotique à peu près généralisé, comme celui qui a été décrit plus haut chez les *Blepharidea* et les *Cyrtophlebia* dont l'existence larvaire s'est écoulée en partie dans des chenilles captives.

La dégénérescence des éléments jeunes est-elle imputable au moins quelquefois à la sénilité de l'insecte? Cela paraît très vraisemblable s'il s'agit de défaillances isolées ou peu généralisées; pourtant les faits remarqués chez les Muscides tendent à faire supposer que l'on devrait alors constater des dégénérescences encore plus abondantes dans les parties plus avancées de la gonade; cela paraît sûr s'il s'agit d'un dépérissement généralisé, comme celui qui s'observe chez les vieilles forficules.

b. Données sur les dégénérescences tardives.

1. Dans le travail qui vient d'être rappelé, Korschelt a consacré un article distinct à des anomalies d'ordre pathologique offertes par la chambre basale de certains ovarioles, chez des insectes dont les ovaires étaient, pour tout le reste, normaux. La cause de ces accidents n'a pas été déterminée; l'auteur croit seulement pouvoir exclure la sénilité.

[1] Les cellules dont il s'agit deviennent irrégulières, leur contour se montre comme déchiré et une abondante substance intercellulaire fait penser à une liquéfaction; plus tard ces cellules sont remplacées par des blocs d'un matériel très colorable par l'hématoxyline ferrique et les couleurs basiques d'aniline.

Wieman rappelle que de semblables processus ont été signalés par Demokidof (1902) chez *Tenebrio molitor* et mentionne un autre exemple de dégénérescence normale dans le testicule, celui de l'« Apicalzelle » (diptères, lépidoptères), considérée par Grünberg (1903) comme une cellule nourricière qui, sa fonction accomplie, dégénère en même temps que quelques cellules germinales.

Il s'agit tout d'abord d'un *Reduvius personatus*. Korschelt y décrit des faits qui coïncident pour le fond avec ceux que nous venons de retrouver chez *Forficula*, notamment pour ce qui est de la transformation de l'épithélium simple en épithélium stratifié irrégulier. Il y a pourtant une différence : cet épithélium avait, chez l'hémiptère, un caractère dégénératif : « Sie (die Zellen) zeigten ausserdem den Character der Degeneration. Die Epithelkerne färbten sich ungewöhnlich stark, das Zellplasma besass eine faserige Struktur. Zwischen den Zellen traten Lücken » (op. cit., p. 388). Ces indices d'état pathologique ne se sont pas montrés dans les préparations de *Forficula* qui ont pu être étudiées; il est probable qu'ils surviennent aussi dans cette espèce, mais plus tard, et on peut admettre qu'en général ils se montreront à une époque variable, dépendant du degré de vitalité propre des épithéliales.

Chez une autre espèce, *Bombus lapidarius*, l'état de la chambre anomale est décrit comme suit :

« Die Wände grösserer Eikammern von *Bombus* sind für gewöhnlich schwach, nur von einer einschichtigen Epithellage gebildet. Die Wandung wird dicker bei solchen Eikammern, die im Zustand der Degeneration befindlich. Ganz peripher findet man in ihnen eine Schicht regelmässig angeordneter Kerne, nach innen zu dagegen sind dieselben unregelmässig gelagert. Sie färben sich stark und dasselbe thun auch die Dotterkörner, so dass beide kaum von einander zu unterscheiden sind » (op. cit., p. 389).

C'est évidemment le mode de dégénérescence décrit ci-dessus dans la castration nutriciale ou la castration accidentelle de *B. terrestris*. Korschelt a très correctement saisi l'état de l'épithélium, qui devient épais et montre des noyaux à diverses profondeurs. Chez *B. terrestris*, les noyaux profonds eux-mêmes n'offrent pas une disposition proprement irrégulière; on a vu qu'ils sont tout au plus distribués comme dans un épithélium intestinal festonné ou, surtout dans le cas où interviennent la phagocytose et l'allongement des cellules en pleine substance ovoplasmique, en files radiales; l'hyperchromasie y est individuelle, l'ensemble de la formation conservant un aspect normal longtemps encore après la résorption complète des résidus de l'ovocyte et des nourricières.

2. E. Bickford (95) a signalé et figuré macroscopiquement, chez la fourmi ouvrière, des « gelbe Körperchen » qu'on ne remarque jamais dans les reines. Nous avons vu plus haut que les amas résiduels ainsi désignés ne sauraient être identifiés avec les véritables *corps jaunes* de Stein. A en

juger par ceux que l'on trouve fréquemment chez les ouvrières de *Bombus*, ce sont des restes de chambres relativement jeunes.

3. Brunelli (04) distingue très justement, chez les hyménoptères sociaux, les ouvrières pondeuses et les ouvrières non pondeuses.

Il ne signale pas de dégénérescences dans les premières.

A propos des secondes il constate que les dégénérescences ovariennes y sont assez fréquentes, et portent aussi bien sur l'ovocyte que sur les nourricières, ses propres résultats à ce sujet *(Polistes gallicus)* confirmant ceux de Bickford (Fourmi). La comparaison avec les reines et les ouvrières ovificatrices l'amène à énoncer que « camera di nutrizione » et « oocite » sont en rapport inverse de développement, dans les deux sortes de pondeuses : dans la reine, la réduction de la chambre (dont le contenu se vide dans l'ovocyte) a pour conséquence un accroissement de volume de l'ovocyte; dans l'ouvrière, l'atrophie de l'ovocyte est en rapport avec le fait que la chambre nourricière ne s'est pas vidée.

Les cas de dégénérescence étudiés dans le présent travail se rapportent, pour ce qui est de *Bombus*, à des individus dont la taille était intermédiaire entre celle des reines et celle des très petites ouvrières stériles, individus qui paraissent par suite devoir être considérés comme des ouvrières pondeuses. L'extrême diversité qui se remarque dans l'ordre d'apparition des symptômes pathologiques ne permet guère d'admettre que toujours la défaillance de l'ovocyte soit commandée par la non-descente des nourricières. Tout y semble dépendre, autant qu'on peut le conclure de l'ensemble des circonstances, d'un épuisement tardif que rien n'empêche de rattacher aux soins nutriciaux.

4. Dubuisson (06) étudie histologiquement, chez *Dytiscus*, la dégénérescence normale des ovules non pondus.

Ce sont les derniers ovules qui sont les premiers attaqués. Les cellules nourricières sont également saisies par le processus dégénératif, mais pas d'une manière nécessaire et, dans l'amas nourricier, certaines cellules sont en retard sur les autres.

La dégénérescence de l'ovule consiste en une fragmentation irrégulière et dans l'apparition d'une hétérogénéité cytoplasmique manifeste (changements chromatiques).

« En même temps les cellules de l'épithélium folliculaire s'agrandissent, puis se divisent, de sorte que l'ovule est bientôt entouré par un épithélium stratifié qui peut en certains points être formé de trois couches de cellules.

Leur protoplasme est granuleux, plus clair que celui de l'ovule. Les noyaux de forme grossièrement ovale ont, en général, leur grand axe dans la direction de celui de la cellule, mais il peut aussi être disposé transversalement.... La position des noyaux est variable. Ils peuvent être tantôt périphériques, tantôt à peu près au milieu de la cellule. A l'intérieur de celle-ci on trouve des morceaux de cytoplasme englobé....

« Les cellules de l'épithélium folliculaire continuent à proliférer, elles continuent toujours de la même façon l'absorption de l'ovule. Mais celle-ci va plus rapidement que la prolifération cellulaire. D'où la formation d'une cavité où le restant du cytoplasme n'est plus représenté que par un coagulum mal défini.

« Quel est le sort ultérieur de ces cellules? Il est assez difficile de le savoir. Il est certain que le tube formé par les cellules phagocytes doit diminuer en épaisseur et en longueur lorsque les cellules ont fini de digérer leurs inclusions et que leurs vacuoles ont disparu. Peut-être même certaines cellules disparaissent-elles, car en certains points, on trouve des noyaux présentant des phénomènes de chromatolyse. Il est fort probable que les cellules restantes se transforment en cellules épithéliales analogues à celles de l'oviducte, les deux cavités entrant en relation l'une avec l'autre » (op. cit., p. 283-285).

Quant aux cellules nourricières, « les premières modifications semblent porter sur le noyau... le cytoplasme se fragmente en masses plus ou moins sphériques.... Les cellules qui enveloppent l'ovule se mettent alors à proliférer, elles entourent chaque fragment qui paraît environné par un mince liséré protoplasmique formé par une ou plusieurs cellules. Sous l'influence de ces phagocytes la cellule nourricière est remplacée par un réseau cellulaire à très larges mailles; dans chaque vacuole se trouve un fragment de cellule » (ibid., p. 285).

Ces extraits permettent d'apercevoir, entre les faits constatés par Dubuisson chez *Dytiscus*, dans le cas de la castration sénile ou « phasique » au sens de Wheeler, et ceux qui ont été sommairement exposés ci-dessus chez *Forficula*, dans le cas de la castration accidentelle, un parallélisme qui serait probablement complet si les deux sortes de phénomènes étaient décrites par le même observateur. La phagocytose demeurerait toutefois plus intense chez le coléoptère. Il est vrai que Dubuisson (avec Metschnikoff) donne le nom de phagocytes à des cellules simplement amoncelées autour d'un corps étranger.

Les vues particulières émises au sujet du sort définitif des cellules épithéliales demanderaient à être confirmées par l'observation. On n'aura pas de peine à admettre que les phagocytes des nourricières « s'écartent plus tard pour permettre à l'oviducte d'atteindre l'ovule sus-jacent » (p. 286); mais on se figure plus difficilement que les épithéliales restées à la place de l'œuf « se transforment en cellules épithéliales analogues à celles de l'oviducte, les deux cavités (de l'oviducte et de l'ovariole) entrant en relation l'une avec l'autre » (p. 285), si l'on se souvient qu'il s'agit de deux sortes de cellules d'origine embryogénique et de destination différentes, et si l'on tient compte du renseignement très positif fourni par *Forficula*, que les épithéliales choriogènes tendent à former un massif compact, nullement un ensemble creusé en manchon dont la paroi irait s'amincissant.

E. La question des invaginations de l'épithélium choriogène.

Il ne sera pas hors de propos d'isoler ici, en raison de son intérêt spécial, une question d'ovogénèse sur laquelle les phénomènes histopathologiques observables dans les cas de castration indirecte peuvent projeter quelque jour, et qui appartient par suite à l'étude de ces phénomènes.

« Eine Oberflächenvergrösserung durch Bildung von Falten an den Innenseite der Follikelepithel von Rhizotrogus solstitialis », tel est l'énoncé de cette question, qui fait l'objet du IVe article, dans l'excellent travail de Korschelt (87*b*) si souvent rappelé dans les pages qui précèdent.

La pensée de l'auteur est que l'épithélium folliculaire peut présenter un accroissement superficiel, tendant à mieux assurer la nutrition de l'œuf et donnant lieu à la formation de plis.

Les faits pris comme point de départ sont empruntés à *Rhizotrogus solstitialis*. Dans quelques gaînes ovigères de ce coléoptère — pas dans toutes [1], — on trouve, principalement parmi les chambres âgées, que l'épithélium forme des invaginations plus ou moins profondes pouvant s'avancer jusqu'au milieu de la masse de l'œuf.

Les raisons qui ont fait interpréter ces invaginations dans le sens indiqué, c'est qu'elles ne présentent rien de pathologique ni d'artificiel et que,

[1] « In den meisten Fällen sind die Falten nicht vorhanden, d. h. die Eier scheinen sich in der Mehrzahl ohne diese Einrichtung zu entwickeln » (op. cit., p. 391).

s'il faut les tenir pour normales, on ne voit pas quelle autre interprétation elles pourraient recevoir. KORSCHELT trouve une confirmation de son idée dans le fait que la substance de l'œuf se colore plus fortement et offre une structure plus finement granuleuse au voisinage des plis que partout ailleurs; il fait ressortir la grande ressemblance des phénomènes qu'il a vus chez *Rhizotrogus* avec ceux qui ont été signalés par RAY LANKESTER chez les Céphalopodes.

L'étude du *Rhizotrogus*, reprise dans le laboratoire même de KORSCHELT par RABES (00), a donné à cet observateur des résultats confirmatifs des précédents. RABES n'a vu de plis que chez les œufs jeunes ou moyens, et dans quelques gaînes, non dans toutes; il s'arrête à l'idée qu'il s'agit d'un phénomène normal, se plaçant dans la période de grand accroissement, grâce auquel des rapports s'établissent qui sont analogues à ceux que présentent les Céphalopodes (RAY LANKESTER) et les Sélaciens (GIACOMINI).

MOLLISON (04), dans une étude où il s'occupe spécialement de l'activité nourricière de l'épithélium folliculaire, signale chez *Geotrupes stercorarius* et chez *Melolontha*, où ils sont plus rares, des plis qu'il interprète conformément à l'idée de KORSCHELT comme une « Vergrösserung der ernährenden Oberfläche ».

SOYER (07) retrouve chez un staphylin des plis analogues : « l'enveloppe folliculeuse envoie dans le vitellus une foule de replis profondément invaginés, comme c'est le cas chez les Céphalopodes. Ce phénomène n'avait, je crois, été signalé dans les Insectes que chez le *Rhizotrogus solititialis* (sic) » (op. cit., p. 159).

Le rapprochement entre les figures classiques de KORSCHELT et celles qui ont rapport aux Céphalopodes et aux Sélaciens (KORSCHELT et HEIDER, 02, fig. 176, 177, 178, 190) est assurément très suggestif dans le sens de la théorie admise. On ne peut cependant pas perdre de vue que l'interprétation du savant Professeur de Marbourg met le *Rhizotrogus* et les rares espèces qu'on lui associe, ou plus exactement quelques ovarioles de ces espèces, dans le cas d'une exception [1]. On a quelque peine à comprendre un processus normal qui se présenterait dans de semblables conditions et il convient, avant d'en admettre définitivement la réalité, de s'assurer si les faits répugnent à toute autre explication.

[1] Déjà pour KORSCHELT il s'agissait d'un phénomène tout à fait isolé dans l'ovogénèse, et d'autant plus étonnant « als sie in der Eibildung der übrigen Insekten bis jetzt kein Analogon findet » (op. cit., p. 393). Les observations ultérieures n'ont pas modifié ce caractère.

Berlese (09) a fait observer très justement que les invaginations épithéliales, au lieu d'indiquer nécessairement un processus destiné à augmenter la surface des échanges nutritifs, pourraient bien résulter simplement de ce que la croissance de l'épithélium serait plus rapide que celle de l'ovoplasme. Ce serait déjà une idée à discuter.

Les faits d'histopathologie en suggèrent une autre. Des invaginations de l'épithélium choriogène sont fréquentes chez *Bombus*, au stade du grand accroissement, lorsque l'ovocyte malade ou mort se rapetisse, fig. **125**, **127**, et là elles sont dues bien certainement en partie au fait que l'enveloppe épithéliale est trop grande pour son contenu actuel, en partie à ce que la musculature propre de la paroi ovariolaire exerce sur elle une action constrictrice.

Les causes qui déterminent l'invagination de l'épithélium peuvent aussi déterminer celle de la membrane vitelline, avant d'y provoquer les contorsions désordonnées dont il a été question. Et dans ce cas il se pourra que l'épithélium et la membrane se plissent en même temps, en demeurant superposés, ou que l'épithélium, par endroits, passe comme un pont sur les plis de la membrane vitelline. C'est précisément à ces dernières conditions que se rapporte la fig. **129** relative à *Cyrtophlebia ruricola*. La coupe qui a fourni ce dessin contient un grand nombre d'autres chambres dans lesquelles l'ovocyte a été saisi à des stades très divers de la résorption nécrotique et où les invaginations passives de l'épithélium et de la membrane vitelline offrent toutes les modalités indiquées.

Des faits de cette nature posent d'eux-mêmes la question de savoir si, dans le cas des *Rhizotrogus* étudiés par Korschelt et Rabes, ou dans celui des *Geotrupes* observés par Mollison, ces auteurs ont bien écarté l'hypothèse d'un rapetissement accidentel de l'ovocyte. Il y aurait d'autant plus de raisons d'en tenir compte que, d'après ce qui a été dit plus haut à propos de la castration accidentelle de *Bombus*, le rapetissement de l'ovocyte ne se présente pas tout d'abord comme un phénomène nettement pathologique; c'est le symptôme manifestateur d'une lutte dans laquelle l'ovocyte perd du terrain, puisqu'il n'équilibre pas ses pertes, mais qui ne s'accompagne pas encore de modifications structurales bien saisissables; il pourrait même comporter un relèvement, suivant toute vraisemblance, si les conditions devenaient meilleures.

F. Résumé comparatif, conclusion.

1. *Castration parasitaire dans les deux sortes de gonades.* — Les dégâts soufferts par les deux sortes de gonades, dans les espèces étudiées, offrent des indices d'un parallélisme réel : les régions où siègent les cellules sexuelles jeunes (gonies et cytes jeunes) sont les moins éprouvées; les désordres les plus graves surviennent à des époques d'accroissement particulièrement rapide (période d'accroissement proprement dit pour le spermatocyte I, période avoisinant la formation de la membrane vitelline pour l'ovocyte I); les cellules épithéliales (cellules de cyste, cellules choriogènes et cellules épithéliales des chambres à nourricières), aux stades avancés de leur dégénérescence, expulsent assez généralement leurs noyaux et ceux-ci, devenus libres, subissent une série de modifications très analogues.

Mais le parallélisme est bien près d'être masqué par des différences qui se rattachent immédiatement aux deux formes opposées de la sexualité. La manière d'être des cellules nourricières, spéciales à l'ovaire, les altérations connexes avec les divisions maturatives et avec la spermiogénèse, spéciales au testicule, introduisent d'importantes divergences; les épithéliales elles-mêmes n'offrent pas dans la gonade mâle la même résistance vis-à-vis des influences nocives que dans la gonade femelle; on a essayé d'en donner une certaine explication en partant du fait que l'enveloppe cystique, à l'époque où ses éléments se montrent particulièrement labiles, semble avoir été mise par la croissance de la colonie des spermatocytes dans un état violent de distension, dans lequel la rareté relative des noyaux, au sein d'un cytoplasme commun pelliculaire, peut bien entraîner des irrégularités dans les échanges nutritifs.

2. *Castration parasitaire et castration non parasitaire dans la gonade femelle.* — Les faits décrits permettent une comparaison assez détaillée, chez *Bombus*, entre les vieilles reines en état de castration parasitaire et les ouvrières pondeuses en état de castration probablement nutriciale. Les processus qu'on y observe coïncident sur plusieurs points :

a. Les ravages les plus accentués sont ceux qui portent sur les ovocytes âgés, où la membrane vitelline vient de se former.

b. Avant de montrer des altérations nettement nécrotiques, l'ovocyte

prend généralement une structure alvéolo-réticulée qui semble assez caractéristique de la dépression ovocytaire (Knoche).

c. L'ovocyte nécrosé subit un pétrissage mécanique dans lequel la membrane vitelline, si elle était déjà formée, est chiffonnée et souvent brisée en morceaux qui se mêlent à la substance dérivée de l'ovoplasme.

d. Les nourricières sont sujettes à une dégénérescence n'ayant rien de commun avec leur destruction physiologique; le phénomène débute par des altérations du cytoplasme et finit par une fragmentation.

e. Les épithéliales, surtout celles de la chambre ovocytaire (choriogènes) sont les éléments de beaucoup les plus résistants; très souvent elles survivent à la destruction des cellules de la lignée sexuelle; elles phagocytent ou ne phagocytent pas.

On peut relever quelques différences d'ordre très secondaire et qui ne se montreront probablement pas constantes :

a. La masse ovoplasmique paraît avoir de la tendance à se fragmenter de bonne heure dans la castration parasitaire, et à se résorber telle quelle dans la castration nutriciale.

b. Les nourricières ont offert, dans la castration parasitaire, toute une série de phénomènes non retrouvés dans la castration nutriciale; etc.

Mais il est manifeste que les remarques des auteurs, notamment de Giard et Bonnier (87), au sujet de l'extrême diversité des faits de castration parasitaire, conservent ici tout leur à-propos : des particularités on ne peut plus marquées dans tel cas déterminé ne reparaîtront pas toujours dans les cas similaires.

3. *Conclusion.* — Si l'on prend l'appellation de castration parasitaire au sens large, pour les dommages indirects subis par les gonades et pour tout l'ensemble des modifications connexes ou simplement concomitantes, nous avons déjà vu au chapitre précédent que tout, dans le matériel étudié dans le présent travail, y paraît explicable par un simple affaiblissement de l'organisme.

Si l'appellation est prise au sens plus strict de la réaction histopathologique des gonades, nous trouvons ici que les phénomènes coïncident, à des différences secondaires près, avec ceux qui sont déterminés par d'autres causes de faiblesse et en particulier par le détournement nutritif en jeu dans la castration nutriciale. Il est naturel d'en conclure avec Newport que le parasite agit aussi par accaparement de matériaux ou de réserves alimentaires. C'est dire que la castration parasitaire n'a rien de spécifique.

Ainsi se trouve confirmée par la cytopathologie la conclusion déjà formulée par WHEELER (10) d'après la morphologie.

Dès lors on peut se demander s'il n'y a pas lieu de retoucher, dans le sens de cette même idée, le tableau dans lequel le distingué biologiste a systématisé les diverses espèces de castration.

On se rappelle que, la castration « surgical » ou directe mise à part, WHEELER (op. cit., p. 396) distingue, dans la castration indirecte qui reste, deux espèces : la *castration physiologique*, ayant pour cause une insuffisance nutritive, et la *castration parasitaire*.

Or celle-ci, incluant comme facteur unique (insectes) ou au moins principal (crustacés) l'affaiblissement par détournement nutritif, rentre dans la castration physiologique, dont elle ne peut constituer qu'une sous-division. Par contre il faut, à côté de la castration physiologique, faire une place pour des formes de castration qui n'ont rien à voir avec le rationnement nutritif, ou qui relèvent de causes simplement indéterminées. La castration physiologique comprendrait à son tour plusieurs modalités qu'il y a tout avantage à distinguer en rappelant la cause particulière de l'épuisement. On aurait ainsi le tableau suivant :

Castration indirecte (sans lésion traumatique)

1° par insuffisance nutritive :

c. parasitaire (GIARD),

c. alimentaire (EMERY),

c. nutriciale (MARCHAL) [1],

c. phasique (WHEELER), comprenant la castration par épuisement sénile;

2° par une influence directement nuisible aux éléments anatomiques :

c. intoxicale;

3° par une influence indéterminée :

c. accidentelle.

[1] Les dénominations de *castration alimentaire* et de *castration nutriciale* sont prises dans leur sens original, réserve faite de la question de savoir si les influences de milieu qu'elles rappellent (causes somatogènes) présupposent ou non des modifications germinales (causes blastogènes). Ce n'est pas ici le lieu d'entrer dans les discussions théoriques soulevées autour de faits d'observation relativement simples, en vue de trouver une explication des castrations, chez les insectes sociaux.

A propos de l'élevage des larves invoqué par MARCHAL pour expliquer l'origine des ouvrières chez les guêpes, il convient de rappeler l'élevage simultané des larves femelles de la colonie et des larves étrangères de *Lomechusa*, mis en avant par WASMANN pour rendre compte de l'origine des pseudogynes chez les fourmis [WASMANN : *Ueber die verschiedenen Zwischenformen von Weibchen und Arbeiterinnen bei Ameisen* (Biol. Centralbl., 1895); — *Neue Bestätigungen der Lomechusa-Pseudogynen-Theorie* (Verhandl. Deutsch. Zool. Ges., 1902); etc.].

NOTE ADDITIONNELLE.

Quelques observations de caryopathologie.

L'important travail de P. Bouin (97) sur les phénomènes cytologiques anormaux dans le tube séminifère se termine par des considérations générales tendant à mettre en relief « la dissociation des processus organiques » dans la cellule. C'est un chapitre de biologie générale bien documenté bibliographiquement, où l'auteur rappelle que le noyau et le cytoplasme réagissent individuellement contre la nécrobiose, qu'ils peuvent être isolés physiologiquement ou matériellement par voie expérimentale et continuer de vivre en cet état durant une période plus ou moins prolongée.

Dans le même ordre d'idées, le matériel étudié à l'occasion du présent mémoire et du mémoire précédent fournit un certain nombre de données propres à faire ressortir la vitalité et l'autonomie relative qui caractérisent spécialement le noyau [1]. Bien que la plupart aient été mentionnées déjà plus ou moins sommairement au cours des descriptions, il ne sera pas inutile d'en faire ici l'objet de quelques remarques plus directes.

a. Dans beaucoup de dégénérescences, le noyau est rendu libre par la désagrégation du cytoplasme et survit plus ou moins longtemps.

C'est la réalisation pathologique mais spontanée des conditions obtenues artificiellement dans les expériences de Acqua sur les noyaux polliniques, de Hofer, Verworn... sur les noyaux des protozoaires.

Les résultats les plus nets s'observent sur les épithéliums, notamment sur l'épithélium des chambres ovocytaires ou nourricières, et sur son homologue, la paroi de cyste; les cellules musculaires larvaires en fournissent

[1] Il est à peine besoin de dire que l'autonomie et la vitalité dont il s'agit ici ne doivent pas être entendues dans un sens trop absolu. Suivant la formule très exacte de Wilson (00), le noyau de même que tout autre organe cellulaire n'est qu'une différenciation locale d'un substratum structural unique, « local differentiation of a common structural basis » (p. 327). Et la cellule elle-même, envisagée comme partie d'un organisme pluricellulaire, n'a de son côté qu'une vie subordonnée, et constitue « a localized area of activity, provided it is true with the complete apparatus of cell-life, and even capable of independent action within certain limits, yet nevertheless a part and not a whole » (ibid., p. 58).

aussi de remarquables. Ces derniers éléments sont différenciés, il est vrai, mais seulement dans une partie du corps cytoplasmique, le spongioplasme nucléifère conservant les attributs des cellules jeunes peu différenciées.

La survie est d'autant mieux caractérisée et d'autant plus durable que le noyau est libéré dans un état de plus complète intégrité et tombe dans un milieu plus favorable. Un cas très instructif à cet égard est celui des noyaux rendus libres dans les dégénérescences individuelles qui surviennent fréquemment dans l'épithélium choriogène, avant la formation des enveloppes de l'œuf.

Ces noyaux se détachent ordinairement de l'épithélium tout à fait inaltérés, à en juger par comparaison avec les noyaux en place, et tombent en plein dans l'ovoplasme, dont ils semblent partager les conditions nutritives; ce sont les noyaux de Blochmann. Dans cette situation intra-ovoplasmique ils évoluent tout un temps suivant des processus qui n'ont rien de dégénératif; ils ne siègent pas en des points quelconques, comme feraient des enclaves inertes, mais à la périphérie, comme la vésicule germinative elle-même, dans une zone où les conditions respiratoires sont meilleures; ils peuvent grossir et se diviser en passant par toutes les phases d'une acinèse normale. Mais si, au lieu d'être reçus dans l'œuf, ces mêmes noyaux tombent dans le cytoplasme d'une nourricière, ainsi que cela s'est rencontré chez des *Bombus* sphérularisés, nous avons vu que leur vitalité fléchit aussitôt.

Dans les dégénérescences en masse des épithéliums ou des parois de cyste, décrites à propos de la castration parasitaire, les phénomènes nucléaires sont tout autres dans l'apparence, mais identiques dans le fond. Ce qu'il y a de spécial ici c'est que, au moment de la désagrégation des corps cytoplasmiques, un grand nombre de noyaux sont manifestement morts (pycnose, teinte sombre), ceux qui survivent se trouvant dans un état de réaction nécrobiotique plus ou moins voisin de la nécrose. Ces derniers toutefois manifestent encore leur vitalité par des changements de forme qui semblent être assez caractéristiques d'un état de souffrance, dans un grand nombre de cellules, et surtout par une tendance à des divisions directes qui reproduisent de trop près les processus typiques d'une acinèse ordinaire pour n'être que des fragmentations cadavériques.

Même chose à dire des dégénérescences de la fibre musculaire larvaire directement parasitée, ou simplement comprimée par le parasite. On a vu dans le mémoire précédent (Pantel, 10) que la dégénérescence de la fibre

comporte successivement l'altération de la structure, la liquéfaction du sarcoplasme et du spongioplasme, puis la mise en liberté des noyaux. Ceux-ci subissent une tuméfaction ordinairement très grande et tendent à se diviser par étranglement, ainsi que le montre la FIG. **44** (*Vanessa urticæ* parasité par *Sturmia pupiph.*). Le processus, il est vrai, porte sur des noyaux dont le réseau chromatique est totalement résous en petites mottes ou en granules et le nucléole indistinct, qui pourraient de ce chef être interprétés comme noyaux morts; pourtant, le rapprochement avec les noyaux encore en place, dans les zones de transition et aux stades où la tuméfaction est peu prononcée, inclinent plutôt à leur reconnaître un reste de survie.

Il est impossible de parler de dégénérescence pathologique, dans la cellule musculaire larvaire, sans réveiller le souvenir des controverses soulevées au sujet de sa dégénérescence physiologique, dans la métamorphose. Ce n'est pas le cas ici, à propos d'une simple note, d'entrer à cet égard dans les détails. Qu'il suffise de rappeler que, parmi les travaux très multipliés consacrés à l'étude de cette question d'après les Muscides, deux des plus remarquables et de date récente (MERCIER, 06, CH. PÉREZ, 10) concluent à une intervention phagocytaire de la part des amibocytes circulants. Rien de pareil dans les dégénérescences pathologiques dont il s'agit ici; la conservation du sarcolemme et surtout la transformation graduelle des structures, depuis les noyaux en place jusqu'aux noyaux libres, ne permettent pas d'hésiter sur l'origine et la signification de ces derniers.

b. Dans un certain nombre de dégénérescences, le noyau paraît lutter pour son intégrité et se protéger par l'élaboration d'une épaisse membrane.

Nous emprunterons aux noyaux musculaires dont il vient d'être question, et aux noyaux de l'épithélium tégumentaire des larves de Muscides quelques données observables à frais, qui semblent conduire à cette conclusion.

Lorsque, après avoir rapidement extirpé une cellule musculaire de chenille en état de dégénérescence parasitaire, on en crève le sarcolemme distendu, on voit diffluer un magma très coulant où flottent des noyaux à divers degrés d'altération, mais ayant ce caractère commun d'être entourés d'une membrane à double contour remarquablement épaisse, FIG. **44**. Cette membrane étant sensiblement plus forte que celle des noyaux sains et ne pouvant guère dériver du cytoplasme, lequel est depuis longtemps en déliquium, semble par exclusion devoir être attribuée au caryoplasme; elle prend, vu les circonstances, la signification au moins vraisemblable d'une manifestation défensive.

Le caractère défensif de ces membranes nucléaires épaissies devient presque manifeste dans certains cas de dégénérescence lente et comme ménagée. Une larve primaire de *Tach.* V. ayant été extraite d'une chenille et introduite de force dans une autre, au moyen d'un tube effilé, fut, sept jours après, trouvée morte, la plus grande partie des organes internes désagrégés et digérés par des bactéries. Comme il n'existait pas de lésion extérieure, au moins apparente, il est à supposer que ces bactéries préexistaient dans le canal digestif et que, les parois de cet organe détruites, elles avaient envahi successivement les autres. L'épithélium cutané avait été attaqué à son tour. Or, tandis que les corps cytoplasmiques y étaient remplacés presque en entier par un monceau très dense de bactéries mobiles, les noyaux se montraient complètement indemnes, à l'intérieur d'une membrane remarquablement épaisse; leur réseau chromatique était seulement ramassé en un corps central grossièrement granuleux, incluant un gros nucléole ou le laissant de côté, FIG. **45**, le tout rappelant l'aspect d'une petite cellule plasmolysée.

Envisagés dans leur signification générale, ces faits ne sont pas sans analogie avec ceux qui ont été signalés par KLEBHAN (92) chez une algue, *Œdogonium Boscii*, parasitée par un champignon du genre *Lagenidium*. Malgré la présence du champignon dans une cellule, la division du noyau peut continuer quelque temps de se faire, sans qu'il y ait toutefois cloisonnement, et l'on a à un moment donné un syncytium filamenteux entièrement vidé par un bout, encore vivant par l'autre, où se trouvent les noyaux et un reste de cytoplasme : c'est la vie ayant abandonné une région du corps végétatif syncytial pour se localiser dans une autre. Dans le cas des cellules épithéliales de la larve de mouche, c'est la vie abandonnant le cytoplasme entier pour se retirer dans le noyau.

c. Dans tous les cas, la survie des noyaux est temporaire et se termine fatalement par la nécrose.

Il n'y a pas lieu d'insister sur cette dernière remarque, dont le but est de constater en passant que les noyaux libres dont il est question dans cette note ne montrent aucune tendance à se transformer en cellules complètes, comme le voudrait une opinion souvent mentionnée dans la littérature, soit à propos des métamorphoses (noyaux musculaires devenant de nouvelles cellules musculaires ou même des trophocytes), soit à propos de formations pathologiques diverses (noyaux néoplasiques devenant des leucocytes).

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS PRINCIPALES.

I. Enveloppes de l'œuf et leurs dépendances.

Membrane vitelline.

1. On trouve dans l'œuf mûr des Muscides, au-dessous d'un chorion généralement mince mais ouvragé, rigide et cassant, une pellicule à peu près sans structure, souple, non adhérente au chorion, généralement adhérente à l'ovoplasme, dont le développement n'a jamais été étudié, mais qui, dans son état définitif, est connue depuis MEISSNER sous le nom de membrane vitelline (MEISSNER, WEISMANN, HENKING, KORSCHELT et HEIDER, PACKARD, etc.).

2. Il apparaît de bonne heure, entre l'ovocyte et les cellules choriogènes, une couche de substance brillante, homogène, qui augmente rapidement d'épaisseur, mais pour diminuer ensuite en se condensant, tandis que le chorion ouvragé se constitue au-dessus d'elle, et qui devient la pellicule dont il est question sous le n° 1; son interprétation comporte de sérieuses difficultés.

3. Cette couche précoce et condensable peut être considérée comme choriale et c'est alors l'*endochorion* de KORSCHELT, récemment accepté par GROSS; une telle manière de voir a l'avantage d'expliquer très naturellement les caractères et les circonstances de la première apparition de la pellicule, d'expliquer en particulier les indices de structure qu'elle offre assez souvent; elle entraîne comme conséquence la nécessité de nier la membrane vitelline chez les Muscides, où KORSCHELT lui-même la montre, à maturité, et qui ont servi à MEISSNER pour affirmer l'existence de cette formation dans l'œuf des insectes en général.

4. La même couche peut être envisagée comme membrane vitelline jeune, et c'est la position adoptée de préférence dans le présent travail; on a ainsi l'avantage de ne pas placer l'œuf des Muscides (et de beaucoup

d'autres insectes) dans une exception et de ne pas bouleverser la nomenclature des enveloppes dans l'œuf adulte; on n'évite pas de sérieuses difficultés faites par des indices d'une duplicité structurale tendant à faire admettre en même temps une zone choriale et une zone ovoplasmique.

5. Les inconvénients inhérents à cette seconde manière d'interpréter disparaissent à peu près, *à condition de voir dans la membrane en litige une production d'origine mixte*, à la fois épithéliale et ovocytaire (Gross reconnaît que l'intervention des cellules épithéliales dans l'élaboration de la membrane vitelline ne lui paraît pas absolument écartée). Une telle façon de voir paraît seule capable d'expliquer cette double circonstance : 1° que l'ovocyte n'est jamais recouvert par la couche litigieuse là où il n'a pas le contact des épithéliales, 2° que les épithéliales ne montrent jamais la couche litigieuse au-dessous d'elles là où elles n'ont pas le contact de l'ovocyte; elle permet d'entrevoir que les deux influences causales pourront, suivant les cas : 1° fusionner si bien leurs effets et les compenser que la couche en question se présente avec les caractères d'une pellicule absolument simple, sans qu'il soit possible de lui attribuer une des deux origines plutôt que l'autre; 2° laisser voir des indices qui s'interprètent mieux dans l'idée d'une origine épithéliale ou au contraire d'une origine ovocytique; 3° dissocier leurs effets de manière à laisser reconnaître une zone externe dont les caractères soient ceux d'une couche choriale et une zone interne dont les caractères passent graduellement à ceux de l'ovoplasme. Toutes ces possibilités paraissent réalisées; seulement, dans les cas de duplicisme, on ne trouve jamais que la zone interne soit distincte de l'ovoplasme autrement que par des séries de minuscules vacuoles, si bien que, prise seule, elle ne pourrait être envisagée comme une couche d'ovoplasme différenciée et durcie en vue de la protection (cas de certains *Syrphidæ* chez les diptères, d'*Eumenes nidulator* chez les hyménoptères).

6. Toute controverse à part, il faut relever dans la formation dont il s'agit des caractères très différents à l'état jeune et à l'état de maturité : épaisse, inégale, visqueuse, souvent bulleuse, quelquefois grossièrement structurée peu de temps après son apparition, elle diminue d'épaisseur, se régularise et s'homogénéise par condensation graduelle; les accidents structuraux qu'on y observe peuvent être influencés dans leur distribution par les cellules épithéliales, mais ils ne donnent jamais naissance à la structure régulière qui caractérise les enveloppes choriales.

Chorion.

7. Chez les espèces à chorion mince (développement intra-utérin, au moins en grande partie), le chorion est formé de deux pellicules limitantes solidarisées par un système de très courts piliers; la base des piliers, par laquelle ils sont en continuité avec la limitante externe, peut être très petite et arrondie (d'où l'aspect ponctué des coques fines), ou relativement grande et de contour quelconque; lorsque la limitante externe augmente d'épaisseur, sa perméabilité est assurée par l'existence de pores s'ouvrant dans le système d'interespaces qui règne autour des piliers.

8. Dans le cas des coques très épaisses (œufs à développement extra-utérin collés sur le corps de l'hôte) la structure est réductible au même type, seulement les piliers sont très allongés, très irréguliers et fréquemment soudés latéralement par places; ils forment ensemble une sorte de végétation touffue; la limitante interne est très délicate et presque entièrement représentée par les pieds épatés des piliers.

9. Le système des piliers est noyé, au moment de sa formation, dans une substance liquide ou semi-liquide; leur développement, autant qu'on peut en juger par la colorabilité, progresse de la limitante interne (définie par rapport à l'œuf) à la limitante externe.

10. Les termes *exochorion*, *endochorion* (Leuckart, Korschelt) n'ayant pas eu et n'ayant pas pour tous les auteurs la même signification (l'*endochorion* est tantôt la limitante interne du chorion [Henneguy, Berlese, Packard], tantôt la membrane séparable et condensable, interprêtée dans l'œuf mûr comme membrane vitelline [Korschelt, Gross]), il semble que la précision du langage n'ait qu'à gagner à leur abandon définitif; ils ne sont d'ailleurs pas nécessaires : des termes généraux comme ceux de zone externe et zone interne du chorion peuvent suffire aux exigences des descriptions.

11. La théorie des canaux-pores (Leydig) revient à considérer le chorion comme une masse de chorionine, comparable, au point de vue de son développement, à la dentine des vertébrés, et parcourue par des canalicules correspondant aux canalicules dentaires; l'analyse des images oblige à considérer les cavités intrachoriales comme des interstices existant entre des piliers solides : c'est une conception essentiellement différente.

Régions adhésives du chorion.

12. Lorsque l'œuf doit être fixé sur un support dans une attitude déterminée et par sa face ventrale, comme c'est le cas ordinaire, l'adhésion est préparée de bonne heure par un travail complexe, imputable en partie à l'œuf, en partie à l'organe maternel.

13. La part de l'œuf consiste, dans ce qu'elle a de plus saisissable, en un aplatissement local, dont le mécanisme, autant qu'il peut être conjecturé d'après la manière d'être des cellules épithéliales, dont la forme, à partir d'une certaine époque, est solidaire de l'accroissement de l'œuf, réside dans un ralentissement local de la croissance; il faut y ajouter sans aucun doute tout un jeu de stimulus internes par lesquels l'œuf agit sur les choriogènes et influence leur physiologisme.

14. La part de l'organe maternel peut comporter une modification morphologique des cellules choriogènes ventrales, très accusée dans quelques types *(Nemorilla*, surtout *Gymnosoma)*; elle comporte toujours une modification physiologique : il y a à un moment donné substitution brusque d'une modalité à une autre dans le travail des cellules ventrales (formation d'une couche homogène au-dessus de la zone ouvragée), tandis que les dorsales continuent jusqu'à épuisement à travailler suivant le mode ordinaire; la couche de substance homogène peut être très haute et creusée d'alvéoles comparables à ceux d'un gâteau d'abeilles *(Gymnosoma)*; les cellules épithéliales chorionisent dans ce cas par une partie de leur contour latéral en même temps que par leur tête, et subissent d'importantes modifications dont la rétraction des noyaux d'abord et puis du cytoplasme constitue les phases les plus remarquables; la substance homogène est collante par elle-même, avant dessiccation, ou devient telle par dépôt d'un dernier produit de sécrétion des cellules épithéliales.

Pédoncule fixateur de « Carcelia ».

15. Le pédoncule allongé de *Carcelia*, type d'un assez grand nombre d'excroissances choriales servant à fixer l'œuf en situation dressée *(Œstridæ*, divers hémiptères), diffère totalement par son mode de formation d'autres appendices allongés dépendant du chorion, tels que les *rayons* de *Ranatra* ou de *Nepa*. Au lieu d'être formé par un petit nombre de cellules profondé-

ment modifiées dans leur noyau et leur cytoplasme, il est l'œuvre en commun d'un grand nombre de cellules d'un caractère assez banal.

16. L'ensemble de ces cellules commence à se remarquer sous la forme d'une plage épithéliale haute, se surélevant bientôt en un cône dans l'axe duquel apparaît l'appendice; les cellules s'allongent beaucoup, surtout dans leur région apicale, et s'arcboutent en dehors, comme si leur apex était entraîné dans un mouvement ovifuge; ce changement d'orientation, aussi bien que les autres circonstances de la formation de l'appendice, paraissent être conditionnés par des phénomènes de multiplication et de croissance cellulaire, accomplis dans des conditions déterminées de vitesse et de localisation; le bouton terminal est rendu collant grâce à une dernière spécialisation du physiologisme propre des cellules formatrices.

Appendice suspenseur des Eumenidæ.

17. Le pédoncule de *Carcelia*, sur lequel l'œuf est soutenu comme sur une colonne rigide, aide à interpréter l'excroissance courte, trapue, terminée par une masse de substance filante, qui sert à suspendre l'œuf des *Eumenidæ*.

18. Chez *Odynerus nidulator*, la matrice choriogène de l'excroissance est une grande boursouflure étranglée à sa base; le col est la partie formatrice de l'excroissance solide, la poche celle de la substance filante; l'intérêt particulier de cette dernière région consiste en ce que la matière filante ne semble pas pouvoir y être envisagée autrement que comme un produit de transformation sur place de toute la partie distale des corps cytoplasmiques; le fait tend à faire admettre, au moins comme justifiées dans certains cas, d'anciennes vues sur la formation des coquilles ou des cuticules, peut-être plus démodées qu'inexactes.

» Eistigma « des Pédiculides et des Mallophages.

19. En prenant pour base la description et les dessins de Gross, on ne peut manquer de reconnaître une étroite parenté de structure et d'origine entre l'organe considéré par Graber comme respiratoire, chez les Pédiculides, et la couche en gâteau d'abeilles de *Gymnosoma;* dès lors, la signification sûrement établie de celle-ci peut servir à fixer la signification demeurée

jusqu'ici problématique de celui-là : il s'agit d'un organe de fixation (LEUCKART).

Appareil micropylaire chez les Entomobies.

20. Chez les Muscides entomobies, l'appareil micropylaire comprend : 1° l'entomicropyle, dépendant de la membrane vitelline (perforation ou point de moindre résistance, avec zone environnante plus ou moins modifiée par rapport à l'ensemble de l'enveloppe); 2° l'ectomicropyle ou micropyle proprement dit, dépendant du chorion (perforation médiane avec zone environnante toujours modifiée); 3° le conducteur micropylaire, formation à part occupant le pertuis ectomicropylaire et se projetant d'ordinaire au dehors sous la forme d'une masse muqueuse, de forme allongée ou écrasée.

21. Dépendance de la membrane vitelline, l'entomicropyle est l'œuvre en commun de l'ovocyte et des cellules épithéliales, surtout d'une catégorie de cellules épithéliales qu'il convient de désigner sous le nom de *cellules micropylaires;* le conducteur est formé en très grande partie par les cellules micropylaires, accessoirement et complémentairement par les cellules choriogènes voisines; l'ectomicropyle provient très principalement des cellules choriogènes ordinaires, dans quelques cas des cellules micropylaires *(Carcelia)*.

22. Les cellules micropylaires présentent chez les *Muscidæ* les mêmes caractères que chez les *Syrphidæ*, où elles ont été découvertes par GROSS; appartenant à la chambre nourricière par leur habitat originel, elles viennent à un moment donné se placer au pôle antérieur de l'œuf où elles forment un îlot d'abord isolé, qui est bientôt rejoint par les bords de l'épithélium périovocytaire.

23. L'entomicropyle commence à se montrer entre les micropylaires et l'ovocyte, à une époque où la membrane vitelline a déjà une épaisseur considérable dans toutes les parties qui correspondent aux choriogènes ordinaires; il apparaît comme une partie isolée de la membrane vitelline, qui rejoint bientôt le reste et prend, en général, une épaisseur très prédominante; cette partie, souvent déprimée vers l'ovocyte et limitée par des surfaces inégales, porte parfois au milieu un épaississement arrondi proéminant dans l'ovoplasme *(Carcelia);* il existe un pertuis central complet, ou incomplet, ou tout à fait indistinct; ce pertuis peut être complet lors de sa première apparition et partiellement oblitéré plus tard *(Carcelia)*.

24. Le développement du conducteur est contemporain de celui de l'entomicropyle et précède celui de l'ectomicropyle; c'est à l'origine un large cône formé par les régions distales des micropylaires et des choriogènes ordinaires qui les entourent immédiatement; ce faisceau a son sommet au milieu de l'entomicropyle; sa structure, nettement réticulo-fibrillaire et radiée à l'origine, va s'oblitérant progressivement jusqu'à faire place finalement à un état homogène; sa consistance est alors visqueuse et il peut s'étirer en fil lorsque l'entomicropyle se déprime sur l'ovoplasme en l'entraînant; des apparences assez fréquemment observées tendent à y faire admettre l'existence d'un tunnel axial simple ou multiple; dans l'œuf pondu, le conducteur peut se conserver longtemps.

25. L'ectomicropyle est la dernière partie en date de l'appareil micropylaire; il est superposé à l'entomicropyle sans lui être généralement soudé.

26. Chez *Compsilura*, où le chorion demeure très délicat et à peu près homogène, l'orifice ectomicropylaire apparaît comme une solution de continuité beaucoup plus large que l'orifice entomicropylaire, réservée dans la pellicule choriale, autour du conducteur; la pellicule augmente un peu d'épaisseur autour de l'orifice et se charge de reliefs peu prononcés.

27. Chez *Fausta*, où le chorion est mince, mais nettement structuré, l'orifice ectomicropylaire est encore très large et se constitue comme chez *Compsilura*; il se développe autour de lui des crêtes dont la plus interne penche en dedans et forme avec le bord propre de l'orifice une gorge anfractueuse, très propre à soutenir la substance molle du conducteur.

28. Chez *Carcelia*, où le chorion est beaucoup plus épais que chez les espèces larvipares, et où il n'existe pas de conducteur bien distinct, l'ectomicropyle est d'un type particulier : une cavité creusée dans l'épaisseur du chorion est surmontée en dehors d'une voûte arrondie, perforée d'un certain nombre de pores et limitée en dedans par un plancher qui est une pellicule mince, homogène, unie à l'entomicropyle par une faible quantité de substance plus légère, granuleuse; on peut admettre que les cellules micropylaires, dont il faut ici dériver l'ectomicropyle, ont donné naissance à cette formation relativement compliquée par le mécanisme des changements brusques de physiologisme déjà rencontrés dans le développement des surfaces adhésives : tandis qu'un anneau de cellules correspondant à la paroi latérale de la cavité formait constamment du chorion homogène et consistant, les cellules intérieures élaboraient successivement la matière con-

sistante du plancher, la matière équivalemment liquide qui remplit la cavité et finalement la matière consistante de la voûte; la substance de remplissage peut être tenue pour l'équivalent d'un conducteur micropylaire très réduit.

Appareil micropylaire chez les Muscides communes à larves créophages.

29. Chez *Calliphora* et *Lucilia* il existe des cellules micropylaires qui, après avoir constitué un îlot isolé, au pôle antérieur de l'ovocyte, sont rejointes par les cellules latérales et deviennent partie constitutive de l'enveloppe générale; cette enveloppe a, dans toute la région antérieure, une allure plus régulière que chez les Entomobies.

30. L'entomicropyle se présente, chez *Calliphora*, comme une région modérément épaissie de la membrane vitelline; chez *Lucilia*, comme une région épaissie, renforcée intérieurement par une saillie convexe du côté de l'ovoplasme, et creusée extérieurement d'une petite cavité, reste, suivant toute vraisemblance, d'un pertuis originel.

31. La région micropylaire du chorion est sensiblement déprimée en une large cuvette à surface assez inégale, percée d'un orifice médian relativement large *(Lucilia)*, ou hérissée de filaments qui se montrent plus distincts et plus longs au milieu, où ils s'écartent en laissant libre un orifice très étroit *(Calliphora)*.

32. Le conducteur est bien développé; il paraît se former assez tardivement après l'ectomicropyle.

Pénétration des spermies.

33. Dans le cas des espèces à incubation intra-utérine on observe, attachés à l'appareil micropylaire, des paquets enchevêtrés de filaments spermiens qui ont le même aspect dans les œufs jeunes, venant de passer sous les spermathèques, et dans les œufs près d'éclore, où la larve est entièrement formée et remuante; dans l'œuf jeune ces filaments peuvent appartenir à des spermies en voie de pénétration; dans l'œuf âgé ils ne peuvent être interprétés que comme des flagelles détachés de spermies introduites, ou de spermies entièrement contenues dans l'appareil micropylaire à titre d'éléments échoués; la richesse souvent considérable des en-

chevêtrements, comparée au nombre restreint de spermies entrées (HENKING), oblige à admettre de nombreux arrêts dans le micropyle.

34. L'arrêt survenu à un moment donné dans la progression de certaines spermies ne semble pas pouvoir s'expliquer par les répulsions des sphères spermiennes, telle qu'elle est mise en avant par RÜCKERT à propos de la polyspermie chez les Sélaciens; il peut tenir pour une part à ce que certaines spermies, moins vigoureuses, succombent avant l'achèvement du forage; il semble néanmoins exiger une cause plus générale, que l'on peut concevoir comme une sorte d'inhibition due aux modifications caryotactiques consécutives à la transformation en pronucléus de la spermie efficace, ou à sa copulation.

Chorion en tant que porteur du système respiratoire non différencié de l'œuf et de l'embryon.

35. Grâce aux petits espaces compris entre les travées de chorionine, le chorion constitue une cloison perméable (partie moléculairement, partie massivement) aux liquides aérés et aux gaz en nature, à travers laquelle se font les échanges respiratoires avec le milieu; tant qu'il demeure imbibé des liquides interstitiels qui remontent à sa formation, la respiration a lieu par les gaz dissous, mais ces liquides aérés sont remplacés à un moment donné par de l'air en nature *(pneumatisation)* et la respiration se fait à partir de ce moment comme chez les organismes aériens.

36. La pneumatisation survient non seulement chez les œufs directement exposés à l'air, mais aussi, dans le cas des espèces ovilarvipares ou larvipares, chez ceux qui baignent dans les humeurs maternelles; elle semble relever principalement d'une double cause agissant simultanément : d'une résorption locale du liquide originel qui détermine l'appel d'une nouvelle quantité de liquide neuf, et d'une utilisation d'oxygène assez rapide pour fonctionner équivalemment comme un vide relatif, en amenant la gazéification de l'oxygène dissous apporté par le liquide aspiré.

37. L'interprétation est applicable à la pneumatisation des jeunes trachées d'une larve, phénomène incomplètement expliqué par WEISMANN.

38. La pneumatisation du chorion est progressive, comme celle d'un arbre trachéen; elle porte tout d'abord sur les régions où se trouvent les cavités intrachoriales les plus importantes et peut servir, en leur donnant une certaine individualité au milieu des autres, à les caractériser comme

une première forme très simple d'organes respiratoires; elle s'accompagne d'un changement de teinte qui dépend, dans certains cas, de simples phénomènes d'optique (couleurs des lames minces) et, dans tout un groupe d'espèces, de phénomènes d'oxydation (teinte noire ou ardoisée des œufs bicolores destinés à séjourner sur les feuilles).

39. Les organes respiratoires qui doivent leur individualisation à la pneumatisation seule, non à des particularités structurales *(appareils pneumatiques)*, affectent tantôt la forme d'un grossier réseau qui se superpose aux champs ordinaires du chorion, tantôt la forme de plages continues plus ou moins étendues.

Cryptes respiratoires.

40. Dans les œufs où le fonctionnement respiratoire du chorion serait menacé d'insuffisance, du fait de l'épaisseur, de la texture, ou à cause de la mise hors service de la région affectée au collage, il apparaît des organes respiratoires à structure différenciée; les *cryptes respiratoires*, qui en représentent un type nettement caractérisé, consistent dans des cavités intrachoriales relativement spacieuses, librement ouvertes, ou fermées par un grillage de chorionine, ou tympanisées par une pellicule délicate moléculairement perméable; elles sont distribuées sur la face dorsale de l'œuf en nombre très variable (1 à plus de 60) et se présentent avec un ensemble de caractères de détail qui peuvent être considérés comme spécifiques.

41. Lorsque tout le système est réduit à une crypte *(Gymnosoma)*, celle-ci est très vaste et l'œuvre commune de tout un groupe de cellules associées harmoniquement; lorsqu'il est dissocié en plusieurs, chacune des unités est petite et l'œuvre individuelle d'une cellule perdue au milieu des choriogènes banales.

42. Le mode d'action des cellules formatrices se ramène, autant qu'on peut le déduire des images rencontrées dans les coupes, à des modifications successives de l'activité choriogène : 1° au début, les cellules dont il s'agit se comportent à peu près comme l'ensemble des éléments de l'épithélium et élaborent une couche choriale dont la texture est seulement plus lâche que celle du fond général, c'est la formation du plancher de la crypte; 2° à un moment donné, ces cellules entrent au repos tandis que l'épithélium général continue de travailler, et c'est la formation de la cavité; 3° lorsque le chorion général est à peu près achevé, les mêmes cellules, qui pendant

leur repos proéminaient du côté de l'œuf, se rétractent en remontant au niveau des autres et recommencent pour un temps à travailler, et c'est enfin l'élaboration du diaphragme obturateur.

43. Comme tant d'autres organes, une crypte respiratoire peut demeurer rudimentaire; les cryptes rudimentaires peuvent se présenter à l'état d'exception chez des espèces ayant des cryptes développées, ou à l'état de règle chez des espèces qui n'en ont pas *(Thrixion)*; dans ce dernier cas, elles peuvent constituer par leur juxtaposition une région à texture lâche, qu'il faut considérer comme une forme spéciale d'organe respiratoire *(plage respiratoire)*.

Gouttière dorsale.

44. La signification fonctionnelle des cryptes permet de mieux comprendre celle de quelques formations choriales non rencontrées chez les entomobies, mais existant dans des groupes voisins; seule ou avec les parties appendiculaires qui la prolongent dans quelques espèces, la *gouttière dorsale* constitue un appareil qui, une fois pneumatisé, doit en même temps faire respirer l'œuf (Haase) et dans certains cas le faire flotter à la surface d'une masse liquide ou pâteuse (Réaumur), effet physiologique et effet mécanique conditionnés en même temps par l'air emprisonné dans les interstices capillaires d'une formation épaisse et très spongieuse.

II. Dégâts indirects du parasitisme.

Epuisement des réserves graisseuses.

45. Chez les larves phytophages parasitées, on observe rarement de l'amaigrissement parasitaire; chez des adultes, on constate plus aisément une disparition d'inclusions cellulaires graisseuses imputable à l'influence du parasite, et alors les cellules adipeuses tendent à reprendre les caractères de leur état jeune, antérieur à leur fonctionnement comme cellules à réserves.

Arrêt du corps adipeux à un stade inférieur de l'ontogénèse.

46. S'il s'agit d'un hôte pouvant être envahi à l'état de larve et aussi à celui d'adulte, comme les phasmes relativement au *Thrixion*, la présence

du parasite n'empêche pas de soi la dernière mue, mais, si celle-ci a lieu, on pourra trouver que le corps adipeux présente d'abondantes caryocinèses, comme chez les larves normales, alors qu'il n'en montre pas dans les adultes normaux (DE SINÉTY); cela revient à dire que, sous l'influence du parasitisme, le corps adipeux se trouve en retard sur le stade ontogénique de l'animal.

Ralentissement ou accélération de l'ontogénèse générale.

47. Un parasitisme modérément épuisant détermine en général un retard dans l'ontogénèse (larves de *Forficula* parasitées par des Mermithides, chenilles parasitées par des larves de Tachinaires non encore parvenues à la période des ravages violents).

48. Un parasitisme brutal tend, au contraire, à déterminer une accélération et donne prématurément le signal des symptômes avant-coureurs de la nymphose (chenilles très éprouvées se dépouillant de leurs poils avant les chenilles normales et filant leur cocon, larves de *Crioceris* parasitées par *Meigenia* abandonnant avant l'heure la plante nourricière et cherchant à se transformer).

Caractères généraux de la castration parasitaire indirecte.

49. Aucun fait n'a été observé qui ne paraisse explicable par un simple affaiblissement organique. Dans le cas de *Forficula auricularia*, le dimorphisme des caractères sexuels secondaires (pince courte ou longue chez le mâle) n'est nullement lié à la présence ou à l'absence actuelles de grégarines; s'il ne paraît pas impossible qu'une infection très précoce empêche l'organe de prendre tout son développement, l'idée ne pourrait se soutenir qu'en multipliant les hypothèses et en admettant, à une époque donnée, une expulsion totale des parasites.

50. Les altérations des gonades sont en général peu marquées chez une larve (chenilles); il semble que ces organes, en l'absence du développement rapide et du fonctionnement actif qui ne doivent survenir que chez l'adulte, se trouvent équivalemment doués d'une immunité relative, à l'égard des emprunts parasitiques.

51. Chez un adulte, les altérations se présentent sous deux formes

généralement assez distinctes : comme un ralentissement évolutif, pouvant comporter d'ailleurs des anomalies et des dégénérescences locales (forme *atrophique)*, ou comme une destruction d'éléments plus ou moins généralisée (forme *nécrotique)*; ces deux formes sont susceptibles de se rattacher par tous les intermédiaires.

52. Toutes choses égales, la forme atrophique se montre de préférence lorsque la parasitation a été précoce, par rapport au développement ontogénique; en d'autres mots, les prélèvements parasitaires sont mieux supportés par les gonades jeunes que par les mêmes organes évolués.

53. La forme nécrotique apparaît : 1° dans le cas de parasites relativement peu épuisants, mais continuant leurs emprunts à l'époque où le dernier développement des produits sexuels exigerait plus d'aliment; 2° dans le cas de parasites qui aggravent subitement leurs emprunts.

Cas particulier de » Forficula « infesté par des grégarines.

54. L'infection par ces Protozoaires peut être très précoce (il est fréquent de les observer chez des larves n'ayant pas encore de fourreaux alaires); leur influence est en général très bien supportée et ne devient le plus souvent bien sensible que lorsqu'elle s'ajoute à d'autres causes d'affaiblissement (sénilité, captivité); elle n'est pourtant pas nulle.

Forme atrophique de la castration parasitaire indirecte dans la gonade mâle de » Forficula auricularia «.

55. Avant l'apparition des grands ravages, le matériel étudié a présenté des dégénérescences locales et des anomalies, indices d'un affaiblissement général et d'une déviation dans les processus spermatogéniques : variabilité chromosomique (?), apparition d'éléments géants, altération du synchronisme évolutif.

56. Il existe dans ce matériel un grand nombre de fusions irrégulières de plusieurs éléments, portant sur des cellules au repos ou sur des cellules en état de mouvement caryocinétique, et donnant des complexes voués à une prochaine dégénérescence.

57. Il y a aussi des fusions régulières de deux éléments, qui ne

semblent pas exclure une évolution ultérieure plus ou moins poursuivie; aux plaques équatoriales, les cellules doubles résultantes montrent 26 chromosomes (comme dans le matériel normal, d'après Zweiger), ou 25; il semble que ces fusions se produisent surtout au voisinage ou à l'époque même des divisions maturatives, et que le syncytium formé dégénère ou continue d'évoluer, suivant l'intensité des causes pathologiques qui l'ont déterminé.

58. Le minimum des troubles atrophiques saisissables paraît consister dans un manque de synchronisme évolutif, fréquemment observé dans des cystes entiers comparés aux cystes normaux de même âge, et dans les éléments d'un même cyste comparés entre eux.

59. Ces altérations se montrent parfois chez des individus non parasités, peut-être parce que l'espèce, en quelque sorte domestique, est de celles qui se développent dans les conditions les plus variables de prospérité et de souffrance; elles se sont montrées trop fréquentes, dans le matériel parasité, pour qu'il ne soit pas tout naturel de les considérer, au moins en partie, comme des effets atténués de castration.

Forme nécrotique de la castration parasitaire dans la même gonade.

60. Les spermatogonies, au sommet des sacs testiculaires, et les spermies entièrement formées à leur base, paraissent être les éléments les plus résistants; la région la plus éprouvée est la région moyenne, correspondant à l'accroissement des auxocytes, aux divisions maturatives et à la spermiogénèse.

61. Dans cette région moyenne, où les dégénérescences et les résorptions sont rapides, les éléments qui demeurent sont rendus libres par la destruction des parois cystiques et forment un résidu flottant très hétérogène, où se mêlent, par suite de déplacements passifs, des éléments relativement bien conservés, appartenant aux stades les plus divers, des éléments anomaux, des éléments ou des débris en dégénérescence; par places, des parties de colonies formées de spermatocytes ayant fusionné leurs corps cytoplasmiques, demeurent agrégées et environnées de la paroi cystique correspondante.

62. L'état de liberté n'est pas immédiatement fatal aux éléments; les structures nucléaires demeurent très correctes dans un grand nombre

d'auxocytes et les figures cinétiques, relativement abondantes, sont peu ou pas modifiées.

63. L'état de liberté entraîne la mise en boule, non seulement chez les éléments de soi isodiamétraux (auxocytes), mais aussi dans les spermatides déjà polarisées et allongées, tant que l'allongement et la transformation ne sont pas trop considérables.

64. Dans la région basale des sacs testiculaires on trouve, suivant la gravité des ravages, des amas de spermies crêpues épars au milieu des restes de parois, ou des colonies spermiennes encore assez bien conservées et contenues à l'intérieur des cloisons plasmodiales épaisses caractéristiques des vieux cystes; on n'y voit pas de manipules ou fractions de colonies spermiennes individualisées au moyen d'une pièce apicale unissante (probablement nucléole cystique), si répandus chez les dermaptères, et dont la formation paraît liée à l'état de prospérité des cellules testiculaires.

65. La paroi cystique offre, durant les périodes d'accroissement et de maturation, une labilité particulièrement prononcée, cause de la dissociation des colonies; elle tient peut-être à ce que la cellule de cyste, uninucléée à l'origine des divisions spermatogoniales synchrones (Zweiger), a subi plus tard, en même temps qu'une grande distension résultant de l'accroissement de la colonie, des divisions nucléaires successivement cinétiques et acinétiques (obs. pers.), qui n'ont donné naissance qu'à des amas localisés de noyaux.

66. Par contre, la paroi cystique paraît douée, aux dernières phases de la spermiogénèse, d'une résistivité plus grande, expliquant la conservation en place des colonies spermiennes adultes; cette résistivité semble tenir à ce que, dans les cystes anciens, de nouvelles divisions directes surviennent, transformant la formation en une couche plasmodiale épaisse à noyaux plus dispersés, où les échanges nutritifs peuvent être considérés comme ayant lieu, pour la plupart des points de la membrane, dans la sphère d'action d'un noyau suffisamment voisin.

67. Dans tous les cas, la destruction de la paroi cystique est accélérée par le parasitisme; ses noyaux deviennent prématurément libres parmi les spermies, en nombre d'autant plus grand, par rapport à la désagrégation physiologique, qu'il n'y en a pas d'utilisés pour la formation des manipules; ils finissent par dégénérer, souvent après s'être fragmentés.

Données générales sur la castration parasitaire dans la gonade femelle des reines de « Bombus » sphérularisées.

68. Règle générale, les dégâts ovariens traversent successivement une phase bénigne et une phase aiguë.

69. La phase bénigne correspond, du côté de l'organe parasité, à une vie très peu active, et consiste dans un ralentissement plutôt que dans un arrêt de l'évolution : tout l'ovaire demeure notablement en retard, mais continue de grandir, si bien que des ovocytes presque mûrs pourront être présents lorsque les grands désordres éclateront.

70. La phase aiguë survient brusquement à l'époque de la maturation rapide et de l'émission des embryons de *Sphærularia*; elle comporte des dégénérescences et des résorptions pouvant se généraliser jusqu'à dépeuplement complet de toutes les chambres individualisées, et même d'une partie de la chambre terminale; les dégénérescences frappent de préférence les chambres âgées et se propagent de bas en haut; la réaction différente des éléments âgés et des éléments jeunes a sa raison d'être dans les exigences différentes d'un métabolisme rapide et d'un métabolisme lent, mais on n'explique pas pourquoi des éléments, surpris dans une phase métabolique incompatible avec l'aggravation des emprunts parasitaires, ne retournent pas à un physiologisme plus lent.

Données spéciales sur l'ovocyte.

71. L'ovocyte succombe parfois à un stade jeune et se résorbe complètement, la chambre qui le contenait demeurant représentée par l'épithélium seul, quand celui-ci n'est pas lui-même résorbé.

72. D'après les images rencontrées dans les chambres moyennes, la nécrose définitive est précédée d'un état d'affaiblissement ou de lutte nécrobiotique, se manifestant en général par un rapetissement qui ressort de la comparaison avec l'ovocyte immédiatement précédent; se manifestant quelquefois par une altération du contour propre et des rapports avec l'épithélium, par l'admission précoce de nombreux noyaux venant de l'épithélium; plus tard survient l'altération structurale, qui progresse généralement de dehors en dedans, puis la dislocation de la masse en fragments irréguliers parmi lesquels s'insinuent des noyaux épithéliaux devenus libres.

73. Dans les ovocytes âgés où la membrane vitelline est déjà développée, le rapetissement nécrobiotique et la résorption cytolytique subséquente réduisent cette enveloppe à la condition d'une coque mal soutenue de l'intérieur : elle s'effondre en se plissant et finit par se briser en écailles qui se dispersent dans la masse ovoplasmique; la présence de ces restes, faciles à identifier, est un témoin authentique du stade auquel la cellule a été frappée.

Données sur les cellules nourricières.

74. Dans le segment moyen de l'ovariole, ces éléments ont montré de nombreux cas de cytotératologie, paraissant se rattacher plus ou moins directement à une diminution de la vitalité propre du cytoplasme : fusions syncytiales, invasion par des noyaux étrangers, excision de lobes cytoplasmiques tombant tels quels dans le noyau.

75. Les diverses unités d'une chambre nourricière se fusionnent souvent en un certain nombre de syncytiums ayant une membrane commune, dans lesquels les noyaux tendent à se disposer avec une certaine régularité; la production du phénomène dans des ovarioles visiblement éprouvés par le parasitisme confirme l'idée, émise à propos des spermatocytes, que les fusions syncytiales, dans les éléments sexuels, sont un indice d'affaiblissement, bien plus que de prospérité excessive.

76. Tandis que les cellules nourricières normales se protègent efficacement contre l'intrusion des noyaux libres venant de l'épithélium, lesquels tombent dans l'ovoplasme seul (noyaux de Blochmann), les nourricières affaiblies par le parasitisme se laissent envahir par eux, bien que pas avec la même abondance que l'ovocyte; les noyaux ainsi égarés ne tardent pas à dégénérer.

77. Au stade où la forme simplement vésiculeuse du noyau fait place à la forme rameuse, il n'est pas rare que des saillies cytoplasmiques de la paroi nucléaire se pédiculisent et tombent à l'intérieur du noyau, où elles sont visibles quelque temps sous la forme de volumineuses inclusions, souvent globuleuses, puis perdent leur structure et se résorbent, d'ordinaire en laissant à leur place une vacuole; les circonstances du phénomène tendent à appuyer l'idée que les ramures sont le résultat d'une croissance *locale* du cytoplasme dans le noyau, non du noyau dans le cytoplasme; l'excision elle-même pourrait être envisagée comme un accident pathologique reconnais-

sant une double cause : d'une part un affaiblissement survenu dans la vitalité du cytoplasme, qui le rend moins apte à conserver son intégrité substantielle, d'autre part la tendance du noyau déformé à récupérer sa forme de vésicule simple; l'opposition entre le sort ultérieur des fragments cytoplasmiques ainsi rejetés dans le noyau et celui des fragments nucléaires éventuellement rejetés dans le cytoplasme montre que la vie du noyau n'est subordonnée qu'à des rapports cytoplasmiques, celle du cytoplasme dépendant simultanément de rapports nucléaires et de rapports de milieu; les cellules nourricières de *Forficula* offrent accidentellement des phénomènes analogues.

78. Dans la région basale des ovarioles, on peut relever comme caractérisant des étapes plus remarquables de la dégénérescence : un rapetissement général de toute la chambre; la disparition de la membrane nucléaire et la dispersion dans le cytoplasme d'une grande quantité de particules chromatiques, le reste de la chromatine formant un amas qui se tasse, tout en retenant grossièrement la forme du noyau; une désagrégation en fragments irréguliers, entre lesquels s'insinuent les éléments épithéliaux, le tout prenant finalement la forme d'un ballot arrondi et comme pétri sous l'action de la musculature pariétale de l'ovariole.

Données sur les cellules épithéliales.

79. De toutes les cellules qui composent le contenu de l'ovariole celles-ci sont les plus résistantes; l'épithélium d'une chambre ovocytaire survit quelquefois à la résorption complète de l'ovocyte correspondant, et même à la résorption des chambres voisines prises en bloc.

80. Un des premiers symptômes de la réaction des épithéliales à l'affaiblissement parasitaire consiste dans une tendance à abandonner leur disposition en épithélium simple et à former des massifs irrégulièrement stratifiés; la modification tient en partie à de simples glissements amenés par le rapetissement du contenu de la chambre, en partie aussi, suivant toute probabilité, à un processus de multiplication acinétique.

81. La défaillance finale débute par une sorte d'éclatement du cytoplasme, à la suite duquel le noyau devient libre parmi les débris dégénératifs, souvent alors que sa structure n'est pas encore sensiblement altérée; il peut se maintenir quelque temps en survie et se diviser acinétiquement, mais il ne tarde pas à passer par degrés à l'état de simple masse hyperchromatique.

Données sur la castration parasitaire de la gonade femelle chez la reine de « Bombus terrestris » infestée par des hyménoptères endoparasites.

82. Contrairement à ce qui peut être tenu comme règle dans le cas des *Bombus* sphérularisés (n° 70), les éléments sont ici frappés sans ordre, ce qui semble tenir en même temps à la soudaineté et à l'apparition tardive des emprunts nocifs, par suite au physiologisme actuel des éléments.

83. L'ébranlement dégénératif paraît se transmettre comme contagieusement, même entre cellules d'espèces différentes.

84. L'épithélium choriogène meurt et disparaît quelquefois tout entier autour de l'ovocyte; d'autres fois il n'est détruit que par places (communication contagieuse des ébranlements dégénératifs entre cellules de la même espèce); plus souvent il survit et dans ce cas montre ou ne montre pas de phagocytose.

Altérations ovariennes non parasitaires chez les Muscides entomobies.

85. Des dégénérescences ovariennes assez généralisées pour que la gonade puisse être dite en état de castration ont été observées : 1° chez de vieilles pondeuses prises libres; 2° chez des mouches venant d'éclore, dont la larve avait vécu dans des chenilles nourries en captivité; 3° chez des mouches ovilarvipares venues d'éclosion, bien nourries, qui sont mortes prématurément, l'organe incubateur bourré d'œufs en dégénérescence; 4° chez des mouches libres ou captives examinées dans les conditions les plus diverses; dans le premier cas on peut incriminer l'épuisement et la sénilité, dans le second les conditions défectueuses du développement post-embryonnaire, dans le troisième l'intoxication (?), le dernier constituant une castration accidentelle d'origine indéterminée.

86. Les chambres qui ont montré le plus de dégénérescences sont les chambres moyennement développées, où l'ovocyte était près d'entrer dans la période de grand accroissement; dans le cas où la larve a souffert, les ovarioles peuvent contenir à la base plusieurs ovocytes entièrement développés et normaux, toutes les chambres situées au-dessus, sans en excepter les plus jeunes, étant gravement atteintes.

87. Dans l'ovocyte, la nécrose proprement dite peut être précédée de l'altération structurale caractéristique des œufs inédiés (Knoche); l'oblitération par places de la structure alvéolo-réticulée, et un rapetissement progressif dû à la résorption, sont des phénomènes plutôt nécrotiques auxquels

s'ajoutent bientôt le virage à une teinte sombre, l'apparition de parties hyperchromatiques et finalement le morcellement en fragments irréguliers.

88. Les nourricières entrent en dégénérescence principalement au stade où, physiologiquement, elles devraient passer dans l'ovocyte; le matériel chromatique d'origine nucléaire qui imprègne alors la trame du cytoplasme s'en sépare sous la forme de corpuscules souvent arrondis, très colorables, homogènes, qui demeurent enclavés dans la masse ou deviennent libres à la surface; la chromatine figurée du noyau se ramasse en mottes irrégulières, et le tout se rapetisse graduellement en se déformant et se condensant de plus en plus.

89. Bien que plus résistantes en général que les cellules de la lignée sexuelle, les épithéliales peuvent succomber avant elles (cas de la castration rapportée aux mauvaises conditions du développement larvaire); la dégénérescence atteint quelquefois l'ensemble, d'autres fois des parties de l'épithélium; dans ce dernier cas, les cellules frappées forment un réseau dont les mailles sont occupées par des cellules saines.

90. Dans les cas de beaucoup les plus nombreux où elles ne dégénèrent qu'après les cellules de la lignée sexuelle, les épithéliales subissent des changements de forme (contraction latérale, déterminant une croissance apparente en hauteur), et de situation (disposition en couche épaisse irrégulièrement stratifiée, explicable comme chez *Bombus)*; elles englobent avant leur dégénérescence finale des boules de substance chromophile abandonnées par les nourricières ou par l'ovocyte, ou bien dégénèrent sans phagocyter.

91. Dans les ovarioles de *Cyrtophlebia elata* se sont montrées à diverses hauteurs, mais toujours dans les chambres de la base, de très grandes cellules isolées ou réunies par petits groupes, qu'on serait tenté de prendre pour de grands amibocytes; ces éléments ont fait partie du revêtement épithélial du pédoncule de l'ovariole et se sont détachés en entraînant parfois des restes de petites cellules épithéliales ordinaires, qui font l'impression de corpuscules phagocytés; ils conservent durant tout un temps l'allure générale d'éléments normaux.

Altérations ovariennes non parasitaires chez » Bombus « et » Apis «.

92. Les cas observés se rattachent, semble-t-il, à un épuisement nutricial (ouvrières pondeuses de *Bombus)* ayant sévi surtout dans les chambres contenant un ovocyte très avancé, ou à une cause accidentelle indéter-

minée, ayant frappé exclusivement des œufs près d'être expulsés (abeille reine).

93. Dans un ovocyte de *Bombus* pauvre en sphérules vitellines, les premiers indices de fléchissement paraissent consister dans l'apparition d'une structure alvéolo-réticulée à larges mailles, qui devient plus grossière et s'accompagne de surcolorabilité à mesure que le mal s'aggrave; dans cet état il y a un rapetissement général (défaut d'équilibre entre l'assimilation et la désassimilation); la nécrose proprement dite, qui ne survient qu'après, est facile à reconnaître, dans les cas où la membrane vitelline est présente, aux contorsionnements persistants de cette enveloppe; l'état nécrotique est accompagné d'un rapetissement progressif par résorption, pouvant continuer jusqu'à la disparition presque totale sans autres changements bien sensibles; s'il existe des corpuscules vitellins abondants, ils sont souvent l'objet, de la part des cellules épithéliales, d'une phagocytose active.

94. Chez l'abeille, les modifications paraissent débuter encore par un rapetissement graduel bientôt suivi d'altérations structurales et chromatiques, de la disparition des noyaux de Blochmann, d'une vacuolisation spéciale des globules vitellins.

95. Les nourricières peuvent dégénérer en même temps que l'ovocyte correspondant ou indépendamment de lui; dans le cytoplasme, une dégénérescence probablement graisseuse, localisée à l'origine à la périphérie et se propageant plus tard vers le noyau, donne lieu à l'apparition d'une structure alvéolo-réticulaire très lâche; le noyau se désorganise le dernier, les corpuscules chromatiques devenus libres s'y accumulant sans règle en amas très colorables; dans cet état, le groupe entier des nourricières peut se résorber jusqu'à disparition complète.

96. Les épithéliales de la chambre ovocytaire (celles de la chambre nourricière donnent lieu à des constatations moins nettes) se conservent durant toute la durée de la résorption de l'ovocyte dans un état de visible prospérité; elles subissent des changements de forme, pullulent et phagocytent, ou ni ne pullulent ni ne phagocytent; le changement de forme le plus remarquable est un allongement plus apparent que réel, dû à une rétraction latérale, pouvant donner à l'épithélium choriogène l'aspect d'un épithélium intestinal festonné; il y a aussi un allongement réel qui précède la phagocytose, dans les cas de pullulation nucléaire.

Altérations ovariennes chez » Forficula «.

97. Les cas observés se rapportent à des causes non déterminées; la particularité la plus marquante est la transformation de l'épithélium en un massif compact, qui, après la résorption de l'ovocyte et de sa nourricière, prend aisément l'aspect d'un amas néoplasique; des divisions directes interviennent dans sa formation, mais la constriction déterminée par le jeu de la musculature propre de l'ovariole n'y est point étrangère.

Castration parasitaire et castration non parasitaire.

98. Si l'on comprend sous le nom de castration indirecte la réaction histopathologique des gonades aux influences nocives, on trouve que les phénomènes observés dans le cas du parasitisme coïncident, au moins pour le fond, avec ceux que provoquent les autres causes d'affaiblissement : la castration parasitaire n'a rien de spécifique.

99. La castration parasitaire constitue, avec la castration alimentaire, la castration nutriciale et la castration phasique, autant de modalités de la castration physiologique de Wheeler, reconnaissant comme cause fondamentale une insuffisance nutritive.

100. A côté de la castration physiologique ainsi définie et divisée, se placent des formes où l'influence gonotomique se ramène à une intoxication ou relève de causes inconnues.

La question des plis dans l'épithélium choriogène.

101. Dans le cas où l'ovocyte se rapetisse en se résorbant graduellement, ce qui a lieu parfois sans une altération bien appréciable de la structure *(Bombus)*, l'épithélium choriogène peut former des plis qui plongent dans l'ovoplasme; ces plis, dus très manifestement à une diminution de la surface de l'ovocyte, ne diffèrent en rien de ceux qui ont été interprétés chez d'autres espèces, notamment chez les Lamellicornes, comme le résultat d'un accroissement de la surface épithéliale.

APPENDICE.

I. Sur l'influence parasitique des « Mermithidae » et des « Glugeidae » d'après Strickland.

A côté du travail de Wheeler (10), si important pour la connaissance de l'influence parasitaire sur la fonction reproductrice, vient se placer une étude entreprise sur les conseils de ce savant biologiste par Strickland (11), qui apporte d'intéressantes données au sujet de l'influence sur le développement ontogénique. Les observations ont porté sur des larves de divers *Simulium* (dipt. nématoc.) parasitées par un ver du genre *Mermis* et un sporozoaire du genre *Glugea*.

Les résultats les plus remarquables sont relatifs à l'action du *Mermis*.

1° Le développement des organes larvaires proprement dits n'est pas empêché. Il y a même souvent un accroissement anormal de la taille, dû à la suralimentation que le parasite provoque en excitant la faim de son hôte. L'auteur rappelle à ce sujet que, d'après les observations de Wheeler, les fourmis parasitées par des *Mermis* montrent aussi des cas d'une suralimentation provoquée, pouvant se traduire par une croissance anormale ou, dans le cas de larves d'ouvrières, par le développement de certains caractères qui sont régulièrement le privilège des individus sexués (ocelles).

2° Le développement des histoblastes (histoblastes des organes respiratoires de la nymphe, des organes du vol et des pattes de l'adulte) est arrêté; par suite, la métamorphose est rendue impossible.

Ce ralentissement de l'évolution ontogénique, inverse du phénomène d'accélération auquel Kolbe a donné le nom de *prothétélie*, reçoit le nom de *métathétélie*.

Conformément à une opinion de Dewitz (1905), d'après laquelle la pupation comme le développement larvaire seraient déterminés par des enzymes, Strickland pense que la prothétélie serait due à une production particulièrement précoce et abondante d'enzymes aptes à exciter les histoblastes, et que la métathétélie, inversement, peut s'expliquer par une destruction de ces enzymes, imputable, dans l'espèce, à quelque *toxine* excrétée par le *Mermis*. L'insuffisance alimentaire peut être pour quelque chose dans le non-développement des histoblastes, mais elle n'en constitue ni la seule ni la plus importante cause.

Strickland croit avoir constaté que, chez *Simulium*, les histoblastes des ailes sont sensiblement plus affectés par le parasitisme que ceux des pattes. Il y a là une

indication dont il tire parti pour expliquer le brachyptérisme observé par Mrázek chez les reines de *Lasius* (ci-dessus, p. 133) : ces reines proviennent de larves parasitées par des *Mermis*, dont les histoblastes alaires ont été influencés à peu près à l'exclusion des autres organes.

La donnée la plus importante fournie par le *Glugea*, c'est que cet organisme peut se multiplier dans la cavité générale d'un *Simulium* au point d'y constituer des amas très volumineux, supposant un détournement important de matériaux alimentaires, sans amener l'arrêt de développement des histoblastes. De là l'induction que, dans le cas de *Mermis*, cet arrêt a une autre cause.

Il y a réduction du corps adipeux et des masses musculaires.

Chez les larves parasitées par le *Mermis*, les gonades sont introuvables; il est vrai qu'elles sont très petites et difficiles à reconnaître, même dans les conditions normales. Chez les larves infestées par le sporozoaire, ces organes sont probablement attaqués et totalement détruits avant tous les autres [castration directe] (1).

Ce travail constitue une sérieuse contribution à la connaissance des interrelations biologiques entre le parasite et son hôte. Le retard évolutif déterminé chez les larves métaboles des Nématocères par les *Mermis* avait été reconnu déjà par Schneider (85$_a$) (2) ; mais le fait que ce retard est dû à un arrêt de développement des histoblastes est une importante précision. Les interprétations mises en avant forment un tout cohérent; elles s'appuient néanmoins sur une base que l'on souhaiterait plus ferme. Il eût été désirable que les histoblastes affectés fussent étudiés non pas seulement *in toto*, mais encore histologiquement; c'est, semble-t-il, la seule manière d'avérer si un organe est simplement arrêté dans son développement ou s'il est malade. La sécrétion de produits toxiques par les *Mermis* est très plausible; on peut seulement se demander pourquoi ces poisons n'agiraient sur les éléments cellulaires réceptifs que par voie indirecte, en modifiant d'autres substances. En tout cas, les faits observés dans les ovaires de *Bombus* montrent que les atrophies et les dégénérescences dépendent pour une grande part de l'état actuel des éléments

Ajoutons qu'il y a lieu de rapprocher de l'intoxication des histoblastes par les *Mermis* le dépérissement des cellules ovariennes, attribué plus haut (p. 188) à des toxines qui seraient déversées dans l'hémolymphe par les œufs non évacués, et aussi les phénomènes d'irradiation dégénérative rencontrés à plusieurs reprises, qui s'interprètent le plus naturellement comme des cas de contamination cellulaire.

(1) Chez un coléoptère du genre *Scaurus*, Léger (07) a trouvé, dans un cas analogue, qu'il y a castration partielle du mâle.

(2) Schneider, on s'en souvient, a trouvé que les larves de Culicides parasitées par les *Mermis* ne s'empupent généralement pas. Leuckart (87) a contesté ce résultat; pour lui, les larves très parasitées sont tuées, mais celles qui le sont modérément s'empupent et donnent même l'adulte, dans le cas des Culicides hébergeant des *Mermis*, comme dans celui de Cécidomyides infestés par *Allantonema gibbosum*.

II. Notes complémentaires concernant la forficule.

a. Genèse des lobes nucléaires dans les cellules nourricières.

Le dépôt du présent travail était déjà effectué lorsque a paru l'intéressant mémoire de Brauns (12) sur les cellules nourricières de *Forficula*, où la signification et la genèse des lobes nucléaires sont étudiées de près. Partant du fait que la première apparition de ces lobes coïncide avec un rapetissement du noyau et un abandon de substance nucléaire, lequel, une fois lancé, ne s'arrêtera plus, l'auteur croit devoir admettre qu'il se fait une transformation du matériel nucléaire périphérique en matériel plasmique, et que par là le cytoplasme s'accroît directement aux dépens du noyau. Comme il arrive, pour des raisons jusqu'ici inconnues, que la transformation dont il s'agit ne se fait pas sur tous les points d'une même zone nucléaire, il se délimite par le fait même des proéminences cytoplasmiques, entre lesquelles subsistent des langues de substance nucléaire non transformée.

Ces idées s'inspirent visiblement, ainsi que l'auteur s'empresse de le reconnaître, de l'enseignement de Will (86); elles tendent à remettre en honneur, en les étendant aux cellules nourricières, les vues exposées au sujet de l'ovocyte de *Colymbetes* par le distingué professeur de Rostock. Maître et élève admettent, comme processus fondamental, une dissolution des grains chromatiques dans le suc nucléaire — dissolution au sens chimique, naturellement, — et une disparition de la membrane nucléaire qui supprime toute démarcation brusque entre cytoplasme et noyau. Brauns montre ces modifications et appuie ses interprétations sur un grand nombre de figures, où il fait assister au passage graduel de la structure nucléaire nouvellement transformée à la structure cytoplasmique ancienne, « so dass man sich dem Schlusse nicht entziehen kann, dass die umgewandelte Kernzone zu einem Teile des Plasmaleibes geworden ist, letzterer also auf Kosten des Kerns eine Zunahme erfahren hat » (op. cit., p. 26). La transformation des grains ou masses chromatiques est graduelle et peut demeurer incomplète, si bien que l'on en trouve des restes reconnaissables en plein cytoplasme.

Pour ce qui est du point de vue critique, la seule préoccupation de Brauns est d'écarter la théorie amiboïque de Korschelt. Si son attention s'était arrêtée sur la courte mais substantielle communication de Giardina (03), il aurait pu se rendre compte que la formation des lobes y est déjà rattachée à un mode de croissance du cytoplasme, et ce point peut être considéré comme assez solidement établi. Dans les pages qui précèdent, on a cherché à ajouter quelques précisions en introduisant l'idée de foyers de croissance, qui correspondraient aux saillies internes du cytoplasme; cette idée revient à considérer le soma cellulaire comme un tout hétérogène, du point de vue physiologique comme du point de vue morphologique; elle n'est au fond que la traduction de faits observables.

Brauns veut davantage. La croissance du corps cytoplasmique est pour lui le résultat d'une apposition périphérique de substance nucléaire transformée, mais de-

meurée en place. Les biologistes reculeront sans doute devant cette formule, qui rappelle de trop près le mode de croissance d'un cristal. Les phénomènes d'assimilation nutritive et l'accroissement qu'ils déterminent sont d'un autre caractère; tout au plus peut-on admettre qu'ils sont susceptibles de se localiser là où les matériaux nutritifs, ici représentés par du matériel ayant appartenu au noyau, sont plus abondants.

Cela ne fait pas qu'on ne puisse accepter comme objectives les images que Brauns soumet à l'analyse. Il est indubitable que, dans les éléments dont il s'agit, le cytoplasme s'enrichit progressivement d'une substance dérivée de la chromatine, et qu'on y voit, dispersés dans sa masse, des corpuscules chromatiques encore reconnaissables. Ces corpuscules se trouvent-ils là parce qu'ils ont été expulsés par le noyau, ou parce qu'ils ont été englobés activement par le soma en voie de croissance, c'est sur quoi on peut disputer. L'expulsion, en tous cas, si expulsion il y avait, ne saurait jamais prendre la signification d'un bourgeonnement nucléaire, au sens voulu par Will et si justement combattu à diverses reprises. L'idée d'englobement s'harmoniserait avec celle d'une croissance de promontoires cytoplasmiques, si l'on se souvient que la croissance du cytoplasme envisagé comme un tout survient à une époque où la vitalité propre du noyau, jusque-là très prépondérante, faiblit visiblement au profit de celle du soma. La disparition de la membrane nucléaire, sur laquelle les recherches de Brauns apportent d'intéressantes données, appuie tout à fait l'hypothèse; la membrane nucléaire disparue, on voit aisément que l'englobement de corpuscules chromatiques, réellement ou équivalemment abandonnés par le noyau, se ramène un peu à l'englobement, par un plasmodium de myxomycète, des particules solides qui sont devant lui. Expulsion par le noyau et englobement par le cytoplasme ne s'excluent pas d'ailleurs nécessairement, et rien ne s'oppose, semble-t-il, à ce que les deux processus interviennent, chacun pour sa part, dans le résultat définitif.

b. Biologie, cycle évolutif.

Dans le mémoire anatomo-histologique qui fait l'objet de la note précédente, Brauns renvoie à son travail antérieur (11), relatif à l'élevage et à la biologie de la forficule, qui demande, lui aussi, quelques remarques.

Soit dit tout d'abord en passant, l'auteur est de ceux qui exposent leurs résultats sans beaucoup se préoccuper de ce que d'autres ont pu dire sur le sujet; c'est s'exposer aux doubles emplois et renoncer trop facilement à l'occasion d'une confirmation ou d'une rectification utiles. Pour ne prendre qu'un exemple, l'accouplement de la forficule et les soins si remarquables que la femelle de cette espèce donne à sa progéniture sont décrits sans allusion non seulement aux données classiques de Taschenberg, mais même à la notice détaillée publiée expressément sur ces questions par Gadeau de Kerville [1].

---

[1] *Sur l'accouplement, les œufs et l'amour maternel des Forficulidés*. Rouen, 1907.

A l'égard des idées elles-mêmes, on peut croire que Brauns les aurait modifiées sur plusieurs points, s'il avait eu le temps de compléter ses observations.

1. Tout d'abord il les aurait modifiées très probablement pour ce qui est des conditions de l'hivernage.

Pour lui, le perce-oreille s'enfonce en terre dès l'automne : « Im Herbst gräbt sich der Ohrwurm zur Ueberwinterung in die Erde ein, und man findet ihn dort etwa 1/2-1 Fuss tief unter der Oberfläche » (op. cit., p. 392). Or, il s'agit d'un insecte manifestement mal outillé pour creuser. Si on le trouve dans la terre, ce qui est assez souvent le cas, c'est qu'il s'y est retiré dans une fissure ou un trou préexistants (trou de géotrupe, par exemple). Mais l'abri qu'il utilise peut être quelconque et ne doit pas être nécessairement souterrain. Les cavités des tiges fistuleuses, coupées et demeurées en place aux lieux mêmes où les insectes vivaient, durant leur période de grande activité, semblent constituer un de leurs quartiers d'hiver préférés. C'est ainsi qu'à Gemert, en plein mois de décembre, il a suffi d'explorer les hampes florales de quelques *Digitalis purpurea,* qui avaient été coupées à diverses hauteurs, pour en extraire une cinquantaine de forficules.

2. L'accouplement aurait lieu, suivant Brauns, après le premier repas qui suit la reprise de la vie active, au retour du printemps, manière de parler tout à fait générale ne laissant pas supposer qu'il y ait eu déjà d'autres rapprochements ou qu'il en doive survenir d'autres : « Bald nach der ersten Nahrungsaufnahme schreiten die Tiere dann zur Begattung.... Einige Zeit nach Begattung stirbt das Männchen » (op. cit., pp. 392, 393). En réalité, l'acte peut s'observer au printemps, entre des individus de l'année précédente ayant passé l'hiver, et durant l'été, entre des individus de l'année. A la fin de l'été on trouve abondamment des femelles dont la spermathèque est chargée de sperme; parmi celles que l'on peut extraire en décembre des retraites d'hiver, celles qui ont des œufs mûrs ou presque mûrs, donc celles qui ont été surprises par la mauvaise saison dans un état de maturité sexuelle suffisamment avancé, ont aussi la spermathèque garnie.

3. L'époque de la ponte paraît être tout aussi variable. Brauns croit devoir contester l'assertion de Tümpel [1], qui la fait commencer en novembre pour finir au printemps suivant, et pense que, tout au moins dans l'Allemagne septentrionale, elle n'a lieu qu'au printemps. Les faits observés à Gemert tendraient à appuyer l'assertion de Tümpel. Dès le milieu d'octobre (probablement même bien avant) on y trouve des femelles de l'année dont les œufs sont tout à fait mûrs; il serait surprenant qu'elles soient figées dans cet état jusqu'au printemps suivant. On verra plus loin que des femelles gardées en captivité ont déchargé leurs ovaires avant de s'abandonner à la torpeur hivernale.

4. Une circonstance importante de la ponte, qui ne semble pas avoir été remarquée par Brauns, c'est qu'elle peut se répéter. Les dissections ne laissent guère de doute à cet égard En les multipliant convenablement, surtout en avril-mai, on

[1] *Die Geradflügler Mitteleuropas.* Gotha, 1908.

trouve les ovaires dans des états divers, qui seraient difficilement explicables autrement : 1° avec des œufs mûrs; 2° sans œufs développés, mais avec des corps jaunes dans chaque ovariole, indices d'une ponte récente; 3° avec des corps jaunes partiellement résorbés, et des œufs de remplacement d'autant plus gros que la résorption est plus avancée; 4° sans corps jaunes, la résorption étant complète, mais avec des œufs de remplacement en train de mûrir ou déjà mûrs.

La reprise de l'ovogénèse après une première ponte est ici assez surprenante, quand il s'agit d'une espèce dont la femelle couve ses œufs, soigne ses petits et paraît s'épuiser entièrement dans ces travaux. Peut-être les intéressantes observations de Brauns sur les accidents divers qui peuvent faire périr la couvée (pillage ou destruction par d'autres femelles de la même espèce) apportent-elles un élément de conciliation, entre des faits en apparence contradictoires. On pourrait supposer qu'il n'y a pas de nouvelle poussée ovogénétique lorsque, toutes choses marchant normalement, l'incubation et les autres soins maternels ont lieu de s'exercer, mais que, si l'insecte est détourné de ces soins à une époque où il est encore vigoureux, il recommence à s'alimenter et développe une nouvelle ponte.

La nature des résidus envisagés comme corps jaunes demeure hypothétique, il faut bien le reconnaître, tant que la multiplicité des pontes n'aura pas été vérifiée matériellement; mais, en dehors de la signification adoptée, il ne resterait que celle d'une dégénérescence d'œufs en place, et alors on devrait trouver tous les passages, depuis l'œuf mûr jusqu'à ces derniers débris, ce qui ne se présente effectivement que dans quelques cas de dégénérescence accidentelle.

La résorption des résidus dont il s'agit ne devient guère complète que lorsque l'œuf de remplacement atteint sa taille presque définitive. Elle commence par les ovarioles inférieurs et progresse de bas en haut.

A mesure que l'insecte vieillit, son épuisement se manifeste par cette circonstance qu'un nombre de plus en plus grand d'ovarioles demeurent stériles, à la partie antérieure des trompes, et ne résorbent pas les corps jaunes de la ponte précédente. Assez souvent même quelques œufs dans lesquels le mouvement de grand accroissement était déjà lancé succombent, et alors leurs restes peuvent finir par affecter l'aspect macroscopique de corps jaunes.

5. Chez la forficule ordinaire, le cycle biologique ne comporte guère d'étapes qui soient strictement liées à une époque. L'espèce, à demi domestiquée, est représentée une bonne partie de l'année par des individus d'âge et de stade évolutif très divers. En même temps que des adultes on trouve des larves, non seulement du printemps à l'automne, mais encore jusqu'en plein hiver; c'est ainsi qu'une exploration de tiges creuses, faite au milieu de décembre, a fourni 30 % d'individus non adultes, dont quelques-uns d'ailleurs ont fait leur dernière mue très tôt après leur installation dans un local d'intérieur [1].

Les mâles qui ont passé l'hiver meurent, règle générale, avant les femelles, mais pas nécessairement après les accouplements qui suivent la reprise de la vie

[1] Une exploration semblable faite au milieu de janvier a donné encore cinq larves pour dix adultes; une de ces larves était morte depuis peu, et assez fraîche pour pouvoir être disséquée.

active, comme l'indique la rédaction de BRAUNS; on en trouve encore au commencement de juin.

Les femelles de la même génération vivent, en très gros, un mois de plus. Les dernières coexistent avec de jeunes adultes de l'année actuelle (milieu de juillet).

Bien que les dernières mues s'échelonnent entre des époques très éloignées, ce qui amène un véritable chevauchement des générations, on peut dire qu'elles sont surtout nombreuses dans la dernière moitié de juillet.

c. Influence de la captivité.

Étant donné que, chez les insectes, les parasites agissent principalement par le trouble qu'ils déterminent dans le physiologisme nutritif de leur hôte, il semble qu'on puisse considérer comme une cause générale d'affaiblissement assez voisine du parasitisme les conditions de vie défavorables créées par la captivité. Cette cause artificielle aurait l'avantage de pouvoir être appliquée parallèlement aux deux sortes de gonades, et dans des conditions d'âge aussi comparables que possible. Si les résultats obtenus ne peuvent pas valoir rigoureusement pour la castration parasitaire, ils contiendront en tout cas des indications relatives au facteur principal qui intervient dans ce phénomène.

Un lot assez important de forficules, capturées au milieu de juillet à l'état de larves à terme, a été gardé en captivité jusqu'en hiver. Au commencement d'août tous les individus étaient devenus adultes. Des explorations ont été faites à des dates suffisamment éloignées pour que les changements survenus fussent perceptibles, et en comparant avec les insectes libres. Les résultats sont consignés dans le tableau qui suit.

Insectes captifs.	Insectes libres.
Mi-octobre.	
Tous ont des grégarines.	Des individus indemnes, d'autres avec grégarines.
♂ Testicules très réduits, rappelant ceux des individus qui sortent du repos hivernal, souvent avec des amas jaunâtres dégénératifs à l'extrémité basale.	♂ Testicules en pleine prospérité, même chez la plupart des individus très infestés; parmi ceux-ci quelques-uns montrent des altérations prononcées (atténuation de quelques follicules, présence d'amas jaunes à la base).
♀ Ovaires très en retard, mais sans dégénérescences; œuf basal à peine à moitié développé, sans boules vitellines; spermathèque pleine; grandes différences individuelles (des femelles très infestées dont l'œuf basal est très petit, et alors spermathèque vide).	♀ Ovaires à l'état de maturité, même chez les parasitées; assez souvent quelques ovarioles stériles, ou quelques chambres en dégénérescence, à la partie antérieure de la série.

Mi-novembre.	
♂ Dépérissement testiculaire accentué dans le même sens.	Exploration négligée.
♀ Ovaires généralement à l'état de complète maturité; quelques ovarioles stériles ou ayant des débris dégénératifs, à la partie antérieure de la série.	
Mi-décembre.	
♂ Testicules à l'état de sacs presque vides, avec un contenu résiduel souvent jaunâtre, à la base.	♂ Testicules prospères, sauf quelques cas accidentels.
♀ Ovaires plus qu'à moitié déchargés; corps jaunes et, dans quelques cas, débris d'œufs ayant dégénéré sur place	♀ Ovaires à divers états (les individus disséqués n'étant probablement pas de même âge) : à l'état de complète maturité (avec ou sans résidus jaunes dans les ovarioles antérieurs), à l'état jeune (ovocyte basal à peine au 1/3 de son développement) et dans ce cas spermathèque vide.
Mi-janvier.	
Tous les insectes sont à l'état de torpeur hivernale, depuis plusieurs semaines.	Insectes à l'état de torpeur (1).
♂ Particulièrement inactif, émacié. Testicules à l'état de sacs hyalins, vides sur la plus grande partie de leur longueur en partant du haut, avec un très petit paquet résiduel près de la naissance du canal déférent.	♂ Testicules modérément réduits; à l'extrémité apicale, un léger retrait du contenu, montrant l'absence de zone germinale (un seul exemplaire exploré).
♀ Plus remuante et moins amaigrie. Ovaires plus ou moins complètement déchargés à partir des ovarioles supérieurs, avec les mêmes particularités que le mois précédent; un seul exemplaire avec des œufs à moitié développés.	♀ Ovaires sans dégénérescences, mais à ovocyte basal peu développé, montrant qu'il s'agit d'individus devenus adultes à l'arrière-saison [six exemplaires disséqués] (2).

(1) L'état de torpeur est plus ou moins prononcé, sans doute suivant la température, mais les insectes ne sont pas endormis, comme le sont, semble-t-il, les grillons; mis dans un petit cristallisoir, ils cherchent d'abord à s'échapper, puis se calment et se mettent les uns sur les autres en prenant une attitude de repos, les antennes rejetées en arrière.

(2) Cette exploration ne renseigne pas sur l'état des femelles plus âgées, qui, à la fin de l'automne, avaient des ovaires mûrs ou déjà déchargés; elle suffit, en tout cas, pour montrer qu'il ne faut pas s'attendre à trouver, au premier printemps, que toutes les femelles soient comparables entre elles.

Un premier fait ressort de ce tableau, c'est que les deux sortes de gonades ont montré, vis-à-vis de la même cause d'affaiblissement, une impressionnabilité très inégale : tandis que le testicule était rapidement amené à un état de délabrement comparable à celui qui résulte de la sénilité, l'ovaire était simplement ralenti dans son évolution.

Ce résultat semble cadrer mal avec celui qui a été fourni à J. Pérez par les *Andrena* stylopisés, et accepté comme assez général dans ce travail, p 140. Mais il faut répéter ici qu'une comparaison entre les deux sortes de gonades ne serait valable qu'à la condition de les prendre au même stade évolutif, et on ne le fait point en les considérant chez des forficules de même âge Dans cette espèce, le testicule est très évolué et fonctionnel, au moment de la mue, tandis que l'ovaire est extrêmement en retard, c'est-à-dire équivalemment beaucoup plus jeune.

De toutes façons, on peut conserver la formule déjà plusieurs fois employée, savoir que l'action nocive d'une cause d'affaiblissement dépend de l'état actuel des éléments, bien plus que de leur âge par rapport à la dernière mue. Les éléments testiculaires ont succombé parce que, lors des premiers troubles nutritifs occasionnés par la captivité, leur physiologisme exigeait plus que ne donnait le milieu; les éléments ovariens ont résisté parce qu'ils demandaient peu, au moment de la première secousse perturbatrice, et que plus tard, quand les exigences sont venues, cette secousse avait fait place à une véritable adaptation, qui permettait à l'organisme d'y faire face.

Il convient de remarquer encore que, dans l'expérience dont il s'agit, la captivité s'est montrée nuisible durant une première période, à laquelle correspondent l'arrêt de la spermatogénèse et le ralentissement de l'ovogénèse, mais favorable durant une période subséquente, au cours de laquelle les ovaires des femelles captives ont pris une avance sensible sur ceux des femelles libres. Ce dernier résultat paraît d'ailleurs assez naturel, si l'on fait attention qu'il s'est montré aux approches de l'hiver, et qu'à cette époque les conditions de vie à l'état de liberté sont devenues plus dures.

L'avance des ovaires se manifeste, par une ponte plus ou moins complète, qui n'a pu, malheureusement, être saisie sur le fait, mais qui semble pouvoir se conclure de l'absence d'œufs mûrs, dans toute une série d'ovarioles, à partir de l'extrémité antérieure des trompes (les autres en étant pourvus), et de la présence corrélative de résidus ayant tous les caractères de corps jaunes. On peut supposer que, si les œufs n'ont jamais pu être retrouvés dans le cristallisoir, c'est que les pondeuses auront été impuissantes à les protéger contre la voracité de leurs congénères.

d. Sur la parasitation par les grégarines.

Quelques simples remarques à ce sujet serviront de complément et de précision aux données exposées dans le corps du travail.

1. Les grégarines n'empêchent pas la dernière mue et ne sont pas nécessaire-

ment expulsées dans cette crise. Ces deux assertions se déduisent simultanément du fait que tous les stades évolutifs du protozoaire s'observent chez des forficules qui sont adultes, mais manifestement trop jeunes pour que la contamination ne remonte pas au-delà de la mue. L'état de jeunesse peut être reconnu, avec une assez grande approximation, soit à la mollesse du tégument, soit à l'état des gonades, notamment des ovaires.

Cette constatation enlève beaucoup de valeur à l'hypothèse dont il est question p. 137, et par contre-coup à l'interprétation parasitaire du dimorphisme de la pince.

2. Si elles n'empêchent pas la dernière mue, les grégarines semblent bien la retarder, au moins lorsqu'elles sont en très grand nombre. Dans le cas, en effet, où elles n'entraîneraient aucun retard, on devrait trouver la même proportion d'individus parasités chez les larves mûres et chez les adultes, même durant la période qui suit l'époque de la transformation en masse (fin de juillet, commencement d'août); or, les explorations effectuées durant cette période ont fourni le plus souvent un pourcentage plus élevé pour les larves

D'autre part, parmi les larves retirées en décembre et janvier des quartiers d'hiver, la parasitation était très fréquente. On peut supposer avec beaucoup de vraisemblance qu'il s'agissait d'individus mis en retard par diverses causes, notamment par l'affaiblissement parasitaire.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

Ne sont compris dans cette liste que les ouvrages ou travaux directement consultés et indiqués dans le texte, à la suite du nom d'auteur, par les deux derniers chiffres de la date de publication, exceptionnellement par la date complète. Les nombres entre crochets indiquent les pages du présent mémoire où se trouvent ces références.

1900 *Berlese, A.* : Gli Insetti; Milano, I [19, 25, 27, 46, 203, 206, 213].

1865 *Bickford, E.* : Ueber die Morphologie und Physiologie der Ovarien der Ameisen; Inaugural-Dissertation, Jena [186, 208].

1886 *Blochmann, F.* : Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen; Festschrift Ruperto-Carola, Nat.-med. Ver. Heidelberg [178].

1907 *Bonnevie, K.* : Untersuchungen über Keimzellen. II. Physiologische Polyspermie bei Bryozoen; Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 42 [91].

1897 *Bouin, P.* : Phénomènes cytologiques anormaux dans l'histogénèse et l'atrophie expérimentale du tube séminifère; Thèse de Nancy [147, 148, 154, 206, 217].

1911 *Brauns, Fr.* : Zur Biologie des gemeinen Ohrwurms (*Forficula auricularia* L.); Sitzungsb. u. Abhandl. d. naturf. Gesellsch., Rostock, N. F., Bd. 3 [246].

1912 » Die Entstehung der Nährzelle und die Bedeutung derselben für das wachsende Ei bei *Forficula auricularia* L.; Sitzungsb. u. Abhandl. d. naturf. Gesellsch , Rostock, N. F., Bd. 4 [245].

1910 *Brindley, H. H.*, a. *Potts, F. A.* : The effects of parasitic castration in Insects; Science, new ser., vol. 32 [133, 136].

1904 *Brunelli, G.* : Ricerche sull' ovario degli Insetti sociali; Rendic R. Acc. Lincei, ser. 5, vol. 13 [170, 172, 209].

1905 » Sulla distruzione degli oociti nelle regine dei Termitidi infette da Protozoi; Rendic. R Acc. Lincei, ser. 5, vol. 14 [131, 140, 166].

1906 *Brunelli, G.* : Sulla distruzione degli ociti nelle regine dei Termitidi infette da Protozoi ed altre ricerche sull' ovario degli Insetti; Rendic. R. Acc. Lincei, ser. 5, vol. 15 [131].

1909 *Deegener, F.* : Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion. I. Teil: *Deilephila euphorbiae* L.; Arch. f. Naturg., 75. Jahrg. [60].

1906 *Dubuisson, H.* : Contribution à l'étude du vitellus; Arch. de Zool. exp. et gén., (4), t. 5 [209].

1844 *Dufour, L.* : Anatomie générale des Diptères; Ann. Sc. nat., 3e série, Zool., t. 1 [27].

1851 » Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères; Mém. des Sav. étrangers, t. 11 [27].

1909 *Ehrlich, R.* : Die physiologische Degeneration der Epithelzellen des Ascarisdarmes. Ein Beitrag zur Zellpathologie; Arch. f. Zellforsch., Bd. 3 [175].

1896 *Emery, C.* : Le polymorphisme des fourmis et la castration alimentaire; C. R. 3e Congr. intern. de Zool., Leyde [132].

1900 *Escherich, K.* : Ueber die Bildung der Keimblätter bei den Musciden; Nov. Act. Leop.-Carol. Akad., Bd. 77 [9].

1894 *Giard, A.* : Sur certains cas de dédoublement des courbes de Galton dus au parasitisme et sur le dimorphisme d'origine parasitaire; C. R. Acad. Sc. Paris, t. 118 [133].

1896 » Exposé des Titres et Travaux scientifiques. Paris [126].

1887 *Giard, A.*, et *Bonnier, J.* : Contributions à l'étude des Bopyriens; Travaux de l'Institut zool. de Lille et du Laboratoire de zool. marit. de Wimereux, t. 5 [120, 125, 126, 131, 215].

1901 *Giardina, A.* : Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel *Dytiscus;* Intern. Monatschr. f. Anat. u Phys., Bd. 18 [206].

1903 » Intorno ai cangiamenti di forma e di posizione del nucleo cellulare. Considerazioni critiche sul potere di movimento del nucleo; Anat. Anz., Bd. 22 [172, 245].

1872 *Graber, V.* : Anatomisch-physiologische Studien über *Phthirius inguinalis* Leach; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 22 [27, 49].

1893-1894 *Grassi, B.*, e *Sandias, A.* : Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi. Osservazioni sui loro costumi con un appendice sui Protozoi Parassiti dei Termitidi e sulla famiglia delle Embidine; Att. Accad. Gioen. Sc. nat. Catania, (IV), vol. 6 e 7 [131].

1900 *Gross, J.* : Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 69 [14, 25, 28, 110, 113].

1903 » Untersuchungen über die Histologie des Insectenovariums; Zool. Jahrb., Anat., Bd. 18 [14, 17, 25, 56, 57, 83, 113, 170, 171]

1904 » Die Spermatogenese von *Syromastes marginatus* L.; Zool. Jahrb., Anat., Bd. 20 [150].

1905 » Untersuchungen über die Ovarien von Mallophagen und Pediculiden; Zool. Jahrb., Anat., Bd. 22 [28, 49].

1888 *Henking, H.* : Die ersten Entwicklungsvorgänge im Fliegenei und freie Kernbildung; Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 46 [28, 58, 79, 81, 85].

1891 » Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge in den Eiern der Insekten. II Ueber Spermatogenese und deren Beziehung zur Entwickelung bei *Pyrrhocoris apterus;* Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 51 [88, 150 (1)].

1892 » Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Specielles und Allgemeines; Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 54 [17, 28, 91].

1904 *Henneguy, L. F.* . Les Insectes, Paris [19, 25, 27, 113, 203].

1907 *Hewit, C. G.* : The structure, development and bionomics of the House-fly, *Musca domestica* LINN.; Quart. Journ. Micr. Sc , vol. 51, new series [27].

1904 *Holmgren, N.* : Ueber vivipare Insecten; Zool. Jahrb., Syst., Bd. 19 [83].

1892 *Klebahn, H.* : Studien über Zygoten. II; Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 24 [220].

1908 *Knoche E.* : Ueber Insektenovarium unter natürlichen und künstlichen Bedingungen; Verh. D. Z. Ges., 18. Vers. [189].

1909 » Experimentelle und andere Zellstudien am Insektenovarium; Zool. Anz., Bd. 35 [175].

(1) A cette page lire (91) au lieu de (94).

1907 *Köhler, A.* : Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren; Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 87 [28].

1886 *Korschelt, E.* : Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente des Insektenovariums; Zeitsch. wiss. Zool., Bd. 43 [171].

1887*a* » Zur Bildung der Eihüllen, der Mikropylen und Chorionanhänge bei den Insekten; Nov. Act. Leop.-Carol. Akad., Bd. 51 [11, 16, 25, 32, 57, 80, 110].

1887*b* » Ueber einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier; Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 45 [28, 33, 110, 197, 206, 211].

1890-1903 *Korschelt, E.*, u. *Heider, K.* : Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere; Jena [9, 56, 91, 203, 212].

1869 *Kramer, P.* : Beiträge zur Anatomie u. Physiologie der Gattung *Philopterus*; Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 19 [49].

1886 *Laboulbène, A.* : Note sur des œufs remarquables d'un Insecte Diptère; Ann. Soc. Ent. de Fr., 1886 [82].

1907 *Léger, L.* : Un nouveau Myxomycète, endoparasite des Insectes; C. R. Acad. Sc. Paris, t. 145 [244].

1855 *Leuckart, R.* : Ueber die Micropyle und den feinern Bau der Schalenhaut bei den Insekteneiern; Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., Jahrg. 1855 [25, 28, 31, 46, 49, 52, 53, 55, 56, 81, 85, 86, 98, 109, 111, 113].

1885 » Ueber die Entwicklung der *Sphaerularia Bombi*; Zool. Anz., 8 [129, 163].

1887 » Neue Beiträge zur Kenntniss des Baues u. der Lebensgeschichte der Nematoden; Abhandl. d. König. Sächs. Gesellsch. d. Wiss., Mathem.-phys. Classe, Bd. 13 [127, 129 (1), 244].

1912 *Lévy, R.* : Relations entre l'arachnolysine et les organes génitaux femelles des Araignées (Epeirides); C. R. Ac. Sc. Paris, t. 154 [187].

1867 *Leydig, Fr.* : Die Eierstock und die Samentasche bei den Insecten; Nov. Act. Leop.-Carol. Akad., Bd. 33 [26, 28, 56, 85, 87, 113].

1892-95 *Lowne, Th. B.* : Anatomy and Physiology of the Blow-fly (*Calliphora erythrocephala*). London [53, 80, 81, 82, 83].

1897 *Marchal, P.* : La castration nutriciale chez les hyménoptères sociaux; C. R. Soc. Biol., Paris, IV [132].

(1) A cette page lire (1887) au lieu de (1885).

1911 *Matausch, J.* : The effects of parasitic castration in Membracidae; Journ. of the New-York Ent. Soc., Vol. 19 [134].

1904 *Meijere, J. C. H. (de)* : Beiträge zur Kenntniss der Biologie und der systematischen Verwandschaft der Conopiden; Tijdschr. voor Ent., 46e deel [56].

1906 » Die Lonchopteren des paläarktischen Gebietes; Tijdschr. voor Ent., 49e deel [188].

1854 *Meissner, G.* : Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter. I u. II; Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 6 [9, 13, 28, 56, 79, 85].

1869 *Melnikow, N.* : Beiträge zur Embryonalentwickelung der Insecten; Arch. f. Naturg., Bd. 35 [49].

1906 *Mercier, L.* : Les processus phagocytaires pendant la métamorphose des Batraciens anoures et des Insectes; Arch. Zool. exp. et gén., (4), t. 5 [219].

1907 » Sur la mitose des cellules à *Bacillus cuenoti;* C. R. Ac. Sc., Paris, t. 145 [120].

1908 » Néoplasie du tissu adipeux chez des Blattes *(Periplaneta orientalis* L.) parasitées par une Microsporidie; Arch. f. Protistenk., Bd. 11 [121].

1899 *Meves, Fr.* : Ueber den Einfluss der Zellteilung auf den Sekretionsvorgang, nach Beobachtungen an der Niere der Salamanderlarve; Festschr. v. Kupffer, Jena [121].

1905 *Mirande, M.* : Sur la présence d'un «corps réducteur» dans le tégument chitineux des Arthropodes; Arch. d'Anat. micr., t. 7 [97].

1904 *Mollison, Th* : Die ernährende Tätigkeit des Follikelepithels im Ovarium von *Melolontha vulgaris;* Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 77 [212].

1898 *Montgomery, Thos. H. Jr* : The spermatogenesis in *Pentatoma* up to the formation of the Spermatid; Zool. Jahrb., Morph., Bd. 12 [150, 151, 152].

1907 » On the Maturation Mitoses and Fertilization of the Egg of *Theridium;* Zool. Jahrb., Anat., Bd. 25 [90].

1910 » On the Dimegalous Sperm and Chromosomal Variation of *Euschistus*, with Reference to Chromosomal Continuity; Arch. f. Zellforsch., Bd. 5 [150].

1910 *Morril, Ch. V.* : The Chromosomes in the Oögenesis, Fertilization and Cleavage of Coreid Hemiptera; Biol. Bull., Vol. 19 [89].

1906 *Munson, J. P.* : Spermatogenesis of the butterfly, *Papilio rutulus;* Proc. Boston Soc. Nat. H., vol. 33 [150, 151].

1911 *Nielsen, J. C.* : Undersogelser over entoparasitiske Muscidelarver hos Arthropoder; Vidensk. Meddel. fra den naturh. For., Bd. 63 [41].

1898 *Packard, Alph. S.* : Text-book of Entomology. New-York, 1898 [19, 27, 28].

1898 *Pantel, J.* : Le *Thrixion Halidayanum* Rond., essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires; La Cellule, t. 15 [43, 48, 118, 121, 130].

1909 » Notes de neuropathologie comparée, ganglions de larves d'Insectes parasités par des larves d'Insectes; Le Névraxe, vol. 10 [170].

1910 » Recherches sur les Diptères à larves entomobies. I. Caractères parasitiques aux points de vue biologique, éthologique et histologique; La Cellule, t. 26 [41, 45, 48, 49, 96, 98, 130, 139, 166, 170, 218].

1906 *Pantel, J.*, et *de Sinéty, R.* : Les cellules de la lignée mâle chez le *Notonecta glauca;* La Cellule, t. 23 [88, 151, 159].

1899 *Paulmier, F. C.* : The Spermatogenesis of *Anasa tristis;* Journ. of Morph., vol. 15, Suppl. [150].

1910 *Pérez, Ch.* : Recherches histologiques sur la métamorphose des muscides, *Calliphora erythrocephala* Mg.; Arch. Zool. exp. et gén., (5), t. 4 [219].

1886 *Pérez, J.* : Des effets du parasitisme des *Stylops* sur les Apiaires du genre *Andrena;* Act. Soc. linn., Bordeaux, vol. 40 [126, 128, 140].

1900 *Rabes, O.* : Zur Kenntnis der Eibildung bei *Rhizotrogus solstitialis* L.; Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 67 [212].

1738 *Réaumur, R. A. F. (de)* : Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. Paris, 1738 [82, 111].

1908 *Reichenow, Ed.* : Die Rückbildungserscheinungen am Anourendarm während der Metamorphose und ihre Bedeutung fur die Zellforschung; Arch. mikr. Anat., Bd. 72 [190].

1909 *Roubaud, E.* : Recherches biologiques sur les conditions de viviparité et de vie larvaire de *Glossina palpalis;* C. R. Acad. Sc., Paris, t. 148 [188].

1910 » Recherches sur la biologie des *Synagris;* Ann. Soc. Ent. Fr., vol. 79 [46].

1911 » Études biologiques sur les Glossines du moyen Dahomey; C. R. Acad. Sc., Paris, t. 152 [188].

1899 *Rückert, J.* : Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier; Festschr. KUPFFER, Jena, 1899 [89].

1910 » Ueber Polyspermie; Anat. Anz., Bd. 37 [90].

1886 *Sasaki, C.* : On the life-history of *Ugimyia sericaria* RONDANI; Journ. Sc. Coll. of the Imp. Univ. of Japan, 1886 [27].

1885a *Schneider, A.* : Ueber die Entwickelung der *Sphaerularia Bombi;* Zool. Beitr. v. SCHNEIDER, Bd. I [122 126, 127, 244].

1885b » Fortgesetzte Untersuchungen über *Sphaerularia Bombi;* Zool. Beitr. v. SCHNEIDER, Bd. I [127, 163].

1885c » Die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insecten; Zool. Beitr. v. SCHNEIDER, Bd. I [206 (1)].

1837 *Siebold, Th. (von)* : Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der wirbellosen Thiere; Arch. f. Anat., Phys. und wiss. Medicin, Jahrg. 1837 [27].

1901 *Sinéty, R. (de)* : Recherches sur la biologie et l'anatomie des phasmes; Thèse de Paris. Lierre, 1901 [29, 45, 119, 149, 188].

1907 *Soyer, Ch.* : Nouvelle série de faits cytologiques relatifs à l'ovogénèse des insectes; C. R. Soc. de Biol. de Paris, t. 63 [212].

1910 *Stevens, N. M.* : An unequal pair of Heterochromosomes in *Forficula;* The Journ. exper. Zool., vol. 8 [149].

1911 *Strickland, E. H.* : Some Parasites of Simulium Larvae and their Effects on the Development of the Host; Biol. Bull., vol. 22 [243].

1886 *Stuhlmann, Fr.* : Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an Insekten, Spinnen, Myriapoden und *Peripatus;* Ber. d. Naturforsch. Ges., Freiburg i. B., Bd. 1 [56, 80].

1889 *Voeltzkow, A.* : Entwicklung im Ei von *Musca vomitoria;* Arb. aus d. Zool.-Zoot. Instit. Würzburg, Bd. 9 [91].

(1) A cette page lire (85*c*) au lieu de (85).

1903 *Voinov, D. N.* : La spermatogénèse d'été chez le *Cybister ræselii;* Arch. de Zool. exp. et gén , (4), t. 1 [151, 152].

1864 *Weismann, A.* : Die Entwicklung der Dipteren; Zeitschr. f. wiss. Zool , Bd. 13 u. 14 [13, 79, 83, 94 (1)].

1906 *Wesché, W.* : The genitalia of both the sexes in Diptera, and their relation to the armature of the mouth; Trans. Linn. Soc. London, II. Ser., Zool., vol. 9 [27].

1910 *Wheeler, W. M.* : The Effects of parasitic and other kinds of castration in Insects Journ. exp. Zool., vol. 8 [122, 125, 131, 132, 134, 216, 243].

1910 *Wieman, H. L.* : The degenerated cells in the testis of *Leptinotarsa signaticollis;* Journ. of Morph., vol. 21 [206].

1895 *Wilcox E. V.* : Spermatogenesis of *Caloptenus femur-rubrum* and *Cicada tibicen;* Bull. of the Mus. of comp. Zool. at Harvard College, vol. 27 [150, 151, 158].

1886 *Will, L.* : Oogenetische Studien. I. Die Entstehung des Eies von *Colymbetes fuscus* L.; Zeitschr. wiss. Zool , Bd. 43 [245].

1900 *Wilson, E. B.* : The cell in development and inheritance. New-York, 1900 [217].

1906*a* *Zweiger, H.* : Die Spermatogenese von *Forficula auricularia;* Zool. Anz., Bd. 30 [149, 152].

1906*b* » Die Spermatogenese von *Forficula auricularia* L.; Inaugural-Dissertation, Jena, 1906 [147, 149, 152].

(1) A cette page lire (64) au lieu de (63)

EXPLICATION DES PLANCHES [1].

PLANCHE I.

FIG. **1-9** *Chorion de la face ventrale de l'œuf, chez quelques espèces où il est adhésif.*

FIG. **1**. *Nemorilla maculosa* MEIG., partie du chorion incomplètement formé et de l'épithélium choriogène correspondant. — *cl*, région latérale du chorion; — *cv*, sa région ventrale, plus mince; — *fl*, *fv*, régions correspondantes de l'épithélium; il est bas là où le chorion est épais, haut là où il est mince; les cellules de la région ventrale offrent entre elles des différences de structure et de colorabilité tenant peut-être à leur état physiologique, et des différences de hauteur dépendant de leur situation : basses près de la ligne de contour latéral (à gauche de la figure) et de la ligne médiane (côté droit de la figure), elles atteignent leur plus grande hauteur entre ces deux limites; la hauteur des cellules paraît être en rapport avec la future production des nodules adhésifs; — *l*, lamelle latérale prolongeant l'angle de raccordement du chorion ventral avec le latéral; elle se montre enroulée du premier coup, et ses cellules formatrices ne se distinguent pas, aux stades rencontrés, des cellules banales. — Liq. picro-formo-acétique. — Apochr. 2, 1,30 × 6 (gross. : 750) [35, 36, 37].

FIG. **2**. *Id.*, mêmes parties au moment où l'œuf est prêt à abandonner l'ovariole; les limites cellulaires sont indistinctes, les noyaux déjà altérés. — *na*, nodules adhésifs du chorion ventral; autres lettres comme FIG. **1**. — Même traitement et même gross. [35, 36, 37].

FIG. **3**. *Meigenia floralis* MEIG., partie du chorion ventral incomplètement formé *cv*, et de l'épithélium choriogène correspondant *fv;* limites cellulaires indistinctes, noyaux aplatis mais non altérés; le chorion est mince, par rapport à celui de la région dorsale, et l'épithélium offre une colorabilité spéciale, indice du dernier travail choriogène qui va donner la zone superficielle adhésive. — Même traitement. — Apochr. 2, 1,30 × 6 (gross. : 750).

FIG. **4**. *Gymnosoma rotundatum* L., coupe transversale du chorion au moment où l'œuf va abandonner l'ovariole (la dépression, qui est naturelle, a été exagérée

[1] On indiquera entre crochets les pages du texte où il est question de la figure.

dans les traitements). Sur la face ventrale, une formation adhésive en gâteau d'abeilles se présente aux faibles grossissements comme une frange grossière *ca*. — A × 4 (gross. : 97) [38].

FIG. **5**. *Id.*, coupe de cette formation perpendiculairement aux parois latérales des alvéoles. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [38].

FIG. **6**. *Id.*, partie antérieure d'une chambre ovocytaire très avancée, coupe sagittale; une forte rétraction due aux réactifs a altéré le contour de la cavité choriale, en ratatinant outre mesure la masse de l'ovoplasme et l'épithélium choriogène. — *ca*, formation adhésive, alvéoles intéressés obliquement; — *cd*, chorion dorsal; — *cr*, grande crypte respiratoire encore inachevée; — *cv*, chorion ventral, paraissant ici passer à la formation adhésive sans la ligne de démarcation bien tranchée visible sur d'autres coupes (FIG. **4**, **8**); — *fd*, épithélium choriogène de la face dorsale, à cellules usées et aplaties, invaginé au niveau de la crypte, épaissi mais irrégulier en avant; — *fv*, épithélium de la face ventrale; — *m*, pertuis micropylaire; en regard, dans l'épithélium, une condensation mal arrêtée dans sa forme, peut-être le conducteur (?); — *mv*, membrane vitelline; — *nv*, quelques noyaux entassés, pouvant appartenir aux cellules formatrices du micropyle ou aux cellules épithéliales de la chambre nourricière actuellement résorbée presque en entier; — *o*, ovoplasme. — PÉRÉNYI. — Même gross. [9, 38, 39, 52, 100, 101].

FIG. **7**. *Id.*, partie dorsale d'une chambre ovocytaire moins avancée, coupe sagittale; *cd*, *fd*, *mv*, *o*, comme FIG. **6**. — Même préparation et même gross. [38].

FIG. **8**. *Id.*, région ventrale de cette même chambre montrant la formation de la couche adhésive alvéolaire et l'état correspondant de l'épithélium choriogène. — *al*, alvéole vide intéressé longitudinalement; — *ao*, cavité appartenant à un alvéole coupé obliquement; — *ca*, ensemble de la formation alvéolaire constituée d'une substance homogène qui tranche principalement par sa colorabilité sur le chorion ventral *cv*; — *fv*, épithélium choriogène ventral, de caractères très particuliers à ce stade : chaque cellule fait vers l'intérieur une saillie en forme de gros pseudopode où est logé le noyau et qui correspond à la cavité d'un alvéole (la rétraction violente due aux réactifs a produit ici un retrait général vers l'extérieur); — *o*, ovoplasme recouvert d'une membrane vitelline nette. — Même préparation et même gross. [38, 39].

FIG. **9**. *Id.*, partie de l'épithélium ventral *fv*, à un stade un peu plus avancé où il passe, par suite de la rétraction totale de la saillie nucléigère, à l'état réalisé FIG. **6**; la rétraction, presque achevée à droite, où on ne voit plus qu'un reste de saillie cytoplasmique, est imminente à gauche; les saillies cytoplasmiques sont limitées par un contour net; les noyaux se déforment en émettant (passivement?) des protubérances simples ou multiples dirigées dans le sens du mouvement de rétraction. — *ni*, noyau avant la rétraction; — *nr*, noyau après la rétraction. — Même préparation. — Apochr. 2, 1,30 × 6 (gross. : 750) [39].

FIG. **10-18**. *Étude extérieure de l'appareil micropylaire.*

FIG. **10**. *Tricholyga major* B. B., région antérieure de la valve inférieure de la coquille désarticulée dans l'acte de l'éclosion, préparation *in toto;* suivant la ligne médiane, une rosace micropylaire ayant au centre un double pertuis; autour de la rosace, le chorion est finement pointillé ou montre par places le polygonage habituel; le bord libre de la valve offre une striation radiale d'aspect fuyant, qui dépend de la structure profonde, et une zone tout à fait claire qui tient au biseau résultant de la désarticulation (?). — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [21, 52, 53].

FIG. **11**. *Winthemyia 4-pustulata* F., fragment de la valve supérieure de la coquille désarticulée dans l'éclosion, portant la rosace micropylaire; une aréole centrale relativement très grande et à contour irrégulier correspond au pertuis micropylaire; le bord libre du fragment offre une apparence de large bande qui n'est que la coupe optique du chorion devenu subitement déclive. — Apochr. 2, 1,30 × 6 (gross. : 750) [21, 52, 53].

FIG. **12**. *Echinomyia fera* L., partie antérieure de l'œuf observé à frais dans l'eau salée, coupe optique. — *m*, pertuis micropylaire. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [52].

FIG. **13**. *Bigonichaeta setipennis* FALL., partie antérieure de l'œuf observé à frais dans les mêmes conditions; la plasmolyse a déterminé un retrait considérable de l'ovoplasme *ov*, demeuré en rapport avec le micropyle par un cordon *cmi*, qui ne peut être autre chose que la membrane vitelline affaissée sur elle-même; le chorion est fortement et irrégulièrement épaissi autour du micropyle. — D × 2 (gross. : 220) [56].

FIG. **14**. *Gonia atra* MEIG., région antérieure de l'œuf observé en coupe optique dans une préparation *in toto* de la trompe; le conducteur micropylaire *cm* paraît être en continuité de substance avec l'ovoplasme. – Liq. picro-formo-acétique. — Même grossissement [54, 55, 56].

FIG. **15**. *Id.*, vue extérieure de l'appareil micropylaire d'après un œuf gonflé par absorption d'eau; la région ventrale *v*, mince et claire, se projette en dehors de la partie dorsale *d*, rigide et obscure, et montre une rosace micropylaire à reliefs assez marqués, avec un conducteur en cône émoussé, *cm*. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [20, 54].

FIG. **16**. *Xysta holosericea* F., partie antérieure de l'œuf examiné à frais en coupe optique; l'appareil micropylaire *m* est dépourvu de conducteur externe. — D × 2 (gross : 220) [55].

FIG. **17**. *Fausta radicum* B. B., partie antérieure de l'œuf extrait de l'utérus incubateur et examiné à frais dans l'eau salée; il n'existe pas de conducteur; le micropyle est occupé par un volumineux paquet de spermies enchevêtrées, *sp*. — Même grossiss. [85, 86, 108].

FIG. **18**. *Plagia ruralis* FLL., partie antérieure de l'œuf extrait de l'utérus incubateur, traité par la potasse faible et monté en milieu aqueux; il existe un conducteur micropylaire externe *cm*, qui s'est gonflé dans sa région distale en prenant l'aspect d'un panache, mais a conservé sa forme dans sa région proximale. — Même gross. [54, 55].

PLANCHE II.

FIG. **19-25**. *Étude extérieure de l'appareil micropylaire et de la pénétration des spermies.*

FIG. **19**. *Cyrtophlebia ruricola* MEIG, partie antérieure d'un œuf extrait de l'utérus incubateur immédiatement en arrière de l'appareil spermathécal et examiné dans l'eau salée; pas de conducteur micropylaire extérieur, un paquet de spermies pendant du micropyle; ici, la membrane vitelline a suivi l'ovoplasme *or* dans son retrait plasmolytique, mais un filament spermien *sp*, qui était, semble-t-il, pelotonné en boucles lâches encore partiellement visibles au-dessous de la région du micropyle, a été rectifié par entraînement de sa partie céphalique, et se laisse suivre sur tout un parcours dans la zone superficielle de l'ovoplasme. — [85, 86, 87, 108].

FIG. **20**. *Compsilura concinnata* MEIG., pôle antérieur d'un œuf pris dans la trompe et observé à frais. — *cm*, conducteur micropylaire de grandes dimensions; — *o*, ovoplasme; — *rm*, région micropylaire du chorion en coupe optique, avec indication de quelques saillies vagues, aperçues en vue superficielle autour du conducteur. — D × 4 (gross. : 390) [53, 54, 68].

FIG. **21**. *Id.*, même partie dans un œuf extrait de l'utérus incubateur; pas de conducteur micropylaire externe; une seule spermie pendante en un point où aucun pertuis n'est reconnaissable, probablement parce qu'il est aveuglé par un conducteur interne. — Même gross. [53, 54, 85, 86, 108].

FIG. **22**. *Vibrissina demissa* RND., même partie dans l'œuf extrait de l'utérus incubateur et contenant une larve prête à éclore. — *cm*, conducteur micropylaire pareil à celui de *Compsilura*, FIG. **20**, mais accidentellement penché; — *sp*, faisceau axial de filaments spermiens, encore très nets à cette époque reculée; la partie épaisse du chorion forme une calotte vue en raccourci, chargée au voisinage immédiat du conducteur de fines sculptures. — D × 4 (gross. : 390) [53, 54, 85, 86].

FIG. **23**. *Id.*, même partie dans un œuf extrait du même utérus et contenant de même une larve complètement développée; aucune trace de conducteur externe; un riche faisceau de spermies *sp*; deux appendices aciculaires *ch* représentent les restes d'une charpente squelettique dépendant du chorion, et servant à soutenir le conducteur externe, qui peut être facilement entraînée dans la chute de cet appendice. — Aprochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [53, 54, 55, 85, 86].

FIG. **24**. *Id.*, même partie dans un œuf ne montrant ni conducteur externe ni paquet spermien, la charpente squelettique *ch* se détachant avec netteté sous la forme de fines aiguilles divergentes. — Même gross. [53, 55].

FIG. **25**. *Paraplagia trepida* MEIG., région antérieure d'un œuf extrait de l'utérus incubateur et examiné en coupe optique dans l'eau salée, où la plasmolyse est survenue; toute la région polaire est occupée par un paquet de spermies très étalé en largeur; la membrane vitelline est restée adhérente à la région micropylaire, mais le sac *cmi*, formé par suite de son affaissement, n'est plus vide de substance ovoplasmique comme celui de *Bigonichaeta*, FIG. **13**. - *or*, ovoplasme rétracté. — D × 2 (gross. : 220) [55, 85, 86].

FIG. **26-34**. *Cryptes respiratoires.*

FIG. **26**. *Winthemyia 4-pustulata* F., groupe de cinq cryptes respiratoires se détachant sur le polygonage ordinaire (région antérieure du chorion dorsal), les deux de gauche à limite commune indistincte; chaque crypte est incomplètement fermée par une crépine à contour polygonal largement perforée au milieu, et prend part avec les grandes aréoles banales à la constitution d'une sorte de carrelage combiné. — Apochr. 2, 1,30 × 6 (gross. : 750) [102].

FIG. **27**. *Id.*, groupe de deux cryptes empruntées à un œuf où la crépine obturatrice est complète. — Même gross. [102].

FIG. **28**. *Meigenia floralis* MEIG., fragment du chorion dorsal portant un semis de cryptes; leur contour est arrondi; elles sont fermées par une crépine complète à larges mailles et siègent tantôt à un nœud, tantôt sur une ligne du polygonage général. — Même gross. [102].

FIG. **29**. *Id.*, partie d'une coupe du chorion dorsal très incomplètement formé *cd*, et de l'épithélium choriogène correspondant *fd*, passant par une crypte *cr;* les limites cellulaires sont indistinctes, circonstance tenant très probablement à la mauvaise fixation, et les noyaux encore isodiamétraux; la crypte dépend d'une cellule ici indistincte; elle consiste en une excavation choriale ayant un plancher à texture lâche, formé de filaments noueux et rameux; le cytoplasme de la cellule formatrice n'est plus présent dans l'excavation que sous la forme d'une saillie plongeante — Liq. picro-formo-acétique. — Même gross. [9, 24, 102, 103]

FIG. **30**. *Id.*, partie d'une coupe du chorion dorsal sensiblement plus avancé *cd*, et de l'épithélium choriogène correspondant *fd*, passant par trois cryptes *cr;* l'épithélium est moins haut qu'au stade précédent et les noyaux, déjà aplatis, commencent à montrer des signes d'altération; les deux cryptes de droite sont coupées suivant un plan médian, et montrent le cytoplasme de la cellule formatrice en voie de rétraction; celle de gauche est intéressée moins profondément et, prise seule, ferait penser à une excavation entièrement intrachoriale; le chorion laisse apercevoir dans

sa zone interne une série de points perliformes et une striation radiale plus visibles sur d'autres préparations. — Même technique et même gross. [22, 24, 102, 103].

FIG. **31**. *Tricholyga major* B.B., groupe de cryptes de la région dorsale antérieure; la crépine obturatrice est arrondie; ses larges mailles sont subdivisées en aréoles de second ordre placées à un niveau un peu inférieur; le polygonage ordinaire n'est bien distinct qu'en dehors du groupe. — Même gross. [104].

FIG. **32**. *Id.*, groupe emprunté à la région postérieure; la crépine est d'allure plus irrégulière et peut se montrer perforée d'une fenêtre médiane à peine plus grande que les mailles ordinaires (crypte inférieure), ou beaucoup plus grande (crypte supérieure). — Même gross. [104].

FIG. **33**. *Id.*, fragment d'une coupe transversale du chorion comprenant : couche adhésive *ca*, chorion dorsal *cd*, chorion ventral *cv*, et crypte *cr;* les détails structuraux, assez mal rendus sur le dessin, sont à interpréter d'après les explications données sur la FIG. **1**$_t$ (page 31); la crypte est une excavation dont le plancher est constitué suivant toute son épaisseur par un système de filaments rameux, irréguliers, entresoudés fréquemment, et le plafond par une lame en apparence continue et simple, représentant une crépine fermée à reliefs estompés (?). — Même gross. [22, 104].

FIG. **34**. *Nemorilla maculosa* MEIG., fragment d'une coupe transversale de l'œuf mûr, comprenant : chorion dorsal *cd*, chorion ventral *cv*, lamelle latérale enroulée *l*, nodules adhésifs *na* (c'est par erreur que l'ovoplasme a été dessiné sans membrane vitelline arrêtée; les détails structuraux du chorion, assez indistincts sur la coupe ici reproduite, ont été décrits sur la figure semi-schématique **5**$_t$ (page 35); le chorion dorsal contient deux cryptes voisines, situées plus superficiellement que celles de *Tricholyga* et ouvertes; leur plancher comprend, au-dessous d'une zone à structure lâche, une zone assez épaisse à structure commune. — Apochr 2. 1,30 × 4 (gross. : 500) [9, 10, 22, 35, 105].

PLANCHE III.

FIG. **35-43**. *Cryptes et autres dispositifs respiratoires.*

FIG. **35**. *Gymnosoma rotundatum* L., fragment du chorion dorsal comprenant la crypte respiratoire, unique mais remarquablement grande, située un peu en dehors de la ligne médiane, et l'appareil micropylaire, lequel siège au bord même, en avant; la crypte est fermée par une grande crépine à contour vaguement triangulaire, comprenant un cadre bien marqué et un contenu aréolé qui semble parfois faire défaut; en dehors du cadre, une grande rosace dont les éléments, assez visiblement centrés sur lui, vont en s'estompant à mesure qu'ils s'en éloignent. l'appareil micropylaire montre une large excavation médiane et une rosace d'aréoles circonscrites par des crêtes saillantes, tout l'ensemble étant assez inégal pour que le contour libre de l'œuf paraisse comme crénelé à ce niveau; on a tenu compte, dans le dessin, de la

partie déclive du chorion, dont la coupe optique montre l'existence d'un épaississement micropylaire. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [21, 53, 100].

FIG. **36**. *Frontina laeta* MEIG., partie d'une coupe du chorion et de l'épithélium choriogène correspondant, au moment où l'œuf est près d'abandonner l'ovariole; l'épithélium très épuisé est réduit à l'état d'une pellicule où les noyaux sont aplatis et condensés. — *cr*, plage respiratoire du chorion dorsal, caractérisée par une épaisseur générale plus grande, des espaces intrachoriaux plus vastes, irréguliers s'ouvrant fréquemment au dehors; — *d*, chorion dorsal; les piliers qui unissent les deux limitantes sont tellement élargis contre ces lames que les interespaces prennent l'apparence d'oves; à gauche, le chorion dorsal passe brusquement au chorion ventral homogène. — Apochr. 2, 1,30 × 6 (gross : 750) [20, 107, 108].

FIG. **37**. *Gonia atra* MEIG., chorion vu de face d'après une coupe rasante fortement colorée à l'hématoxyline ferrique et correctement différenciée; les ronds clairs semblent correspondre à des pertuis mettant les interespaces internes en rapport avec l'extérieur. — Même gross. [20].

FIG. **38**. *Frontina laeta* MEIG., chorion dans les mêmes conditions; le fond gris correspond à la limitante externe; les petites images anguleuses plus colorées sont les projections des piliers, et les orifices clairs, arrondis, disséminés entre elles, correspondent à des pertuis qui mettent en rapport avec l'extérieur l'ensemble des interespaces. — Même gross. [20].

FIG. **39**. *Fausta radicum* B. B., chorion dans les mêmes conditions; le fond gris correspond à la limitante externe, ici très fine; les gros points colorés sont les projections des piliers; les pertuis paraissent manquer. — Apochr. 2, 1,30 × 12 (gross. : 1500) [18, 20].

FIG. **40**. *Id.*, chorion en coupe perpendiculaire (le côté supérieur de la figure correspond à la face interne); l'image est scalariforme, les échelons étant représentés par des piliers déliés qui peuvent s'élargir, notamment en s'appliquant sur la limitante interne, d'où les aspects de très gros points dans les vues de face. — Même gross. [18].

FIG. **41**. *Micropalpus pudicus* RND., partie du carrelage aérifère aux moyens grossissements. — D × 2 (gross. : 220) [108].

FIG. **42**. *Cyrtophlebia ruricola* MEIG., différence à frais entre les parties pneumatisées (à gauche et en bas) et les parties non pneumatisées (à droite en haut) du chorion [98].

FIG **43**. *Blepharidea vulgaris* FALL., chorion de face aux forts grossissements, d'après une coupe rasante fortement colorée; les lignes du polygonage apparaissent comme de larges bandes claires anastomosées; le fond gris correspond à une limitante mince portant çà et là des pertuis ronds, comme dans le cas de *Frontina*, FIG **38**; les images en bois de cerf qui garnissent l'intérieur des aréoles et se

montrent surtout développées sur leurs bords (d'où la régularité des bandes de l'aréolage) sont l'équivalent des petites images anguleuses de la FIG. **38**, et correspondent à des piliers en forme de lames irrégulièrement et capricieusement gondolées; dans les larges bandes de l'aréolage, qui correspondent aux limites communes des cellules choriogènes, les piliers semblent faire défaut. — Apochr. 2, 1,30 × 12 (gross. : 1500) [20].

FIG. **44-45**. *Caryopathologie.*

FIG. **44**. *Vanessa urticae* L., deux noyaux musculaires devenus libres dans la dégénérescence d'une fibre qui logeait une jeune larve de *Sturmia pupiphaga* (observation à frais dans le liquide histolytique ultérieurement additionné de vert de méthyle acétique); la division indirecte que montre le noyau de gauche démesurément tuméfié pourrait être interprétée comme un indice de survie (?); l'épaisseur anormale de la membrane, facile à saisir grâce aux granules qui en dessinent le contour interne, semble témoigner d'une lutte nécrobiotique dans laquelle le noyau aurait protégé temporairement son intégrité. — D × 4 (gross. : 390) [219].

FIG. **45**. *Tach.* V., deux noyaux de l'épithélium tégumentaire d'une larve morte, dont les organes semblent n'avoir succombé que successivement; une épaisse membrane à double contour, de même signification probable que celle du cas précédent, a résisté aux bactéries, qui, réunies en monceaux grouillants, ont digéré toutes les parties cytoplasmiques; le réseau chromatique est condensé, sans doute par plasmolyse, en un amas qui peut inclure le corps nucléolaire (homogène) ou lui être accolé. — Même gross. [220].

FIG. **46-53**. *Phénomènes cytopathologiques de la castration parasitaire indirecte chez le mâle de « Forficula ».*

FIG. **46**. *Forficula auricularia* L., hébergeant une forte larve III^re^ de *Bigonichaeta setipennis*, trois cystes de spermatocytes I empruntés à la région du testicule la moins ravagée. - *A*, cyste d'apparence presque normale, à structures nucléaires et mitochondriennes correctes, où néanmoins les spermatocytes sont fusionnés en un complexe syncytial (incomplètement reproduit), et où des altérations s'annoncent dans un noyau de cyste et dans la zone de cytoplasme qui le contient; — *B*, reste d'un cyste très dépeuplé, montrant divers noyaux cystiques tuméfiés, plongeant dans une masse cytoplasmique vacuoleuse, et des spermatocytes à noyaux corrects, mais à corps cytoplasmiques fusionnés; — *C*, reste ne comprenant que des noyaux cystiques très tuméfiés et plongeant dans une masse indivise de cytoplasme vacuolisé. — FLEMMING, HEIDENHAIN. - Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross : 500) [158, 160, 161].

FIG. **47**. *Id.*, groupe comprenant en bas deux noyaux cystiques gonflés, paraissant entourés d'une zone vacuoleuse imitant un corps cytoplasmique (?), et en

haut quelques spermatocytes I à noyau et à condensation mitochondriale bien conservés, mais à cytoplasmes fusionnés; deux corps sombres arrondis correspondent à des résidus dégénératifs. — Même préparation et même gross. [158, 160].

FIG. **48**. *Id.*, un spermatocyte double à fort grossissement (cellule *b* de la FIG. **50**); les structures sont, dans tous les détails, celles des éléments simples correspondants; le duplicisme s'indique dans le noyau par sa forme allongée, excavée à gauche, et dans la condensation mitochondrienne par des modifications de forme correspondantes. — Même préparation. — Apochr. 2, 1,30 × 12 (gross. : 1500) [160].

FIG. **49**. *Id.*, groupe de spermatocytes I devenu flottant par suite de la destruction de la paroi cystique, comprenant des éléments hétérogènes : en bas des spermatocytes en métaphase, à $n/2$ chromosomes; en haut un élément beaucoup plus grand, saisi également en métaphase, où il faut admettre en gros n chromosomes, spermatocyte double, comme celui de la FIG. **48**; au milieu, des spermatocytes I à diverses étapes de l'accroissement. — Même préparation. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [158, 159, 160].

FIG. **50**. *Id.*, groupe hétérogène relevé dans des conditions analogues. — *a*, spermatocytes normaux; — *b*, le spermatocyte double dessiné isolément FIG. **48**; — *c*, spermatocyte en état de résorption; — *d*, amas globuleux de restes dégénératifs indéchiffrables (plus sombre et plus dense que n'indique le dessin). — Même préparation et même gross. [158, 159, 160, 161].

FIG. **51**. *Id.*, groupe plus hétérogène relevé dans des conditions analogues, comprenant : un faisceau de filaments spermiens à droite; un spermatocyte en division en bas; deux spermatides, l'une à droite marqué *spd*, l'autre à gauche et en bas, près de la cellule en division; divers spermatocytes au repos, sains ou altérés, et un complexe résiduel en voie de résorption à gauche de *spd*. — Même préparation et même gross. [158, 159, 160, 161].

FIG. **52**. *Id.*, groupe de spermies en désordre et de noyaux cystiques devenus libres à la base du testicule par la désagrégation prématurée de la membrane plasmodiale; les noyaux ont une structure dégradée et montrent de fréquents indices de fragmentation. — Même préparation, même gross. [161, 162].

FIG. **53**. *Id.*, groupe relevé dans la zone des spermatogonies comprenant : une colonie spermatogoniale en métaphase, très régulière, trois complexes syncytiaux à des degrés divers d'altération, six spermatogonies au repos, d'aspect normal, mais ne montrant pas de limites cellulaires, un noyau spermatogonial très altéré et un autre réduit à l'état de boule homogène. — Même préparation, même gross. [158].

PLANCHE IV.

FIG. **54-69**. *Structure et développement des enveloppes de l'œuf.*

FIG. **54**. *Ptychomyia selecta* MEIG., chorion et membrane vitelline de la région dorsale, état définitif en coupe perpendiculaire. — *cr*, crypte respiratoire ouverte; — *le*, limitante externe du chorion; — *li*, limitante interne; — *mv*, membrane vitelline; — *o*, ovoplasme; — *p*, piliers unissants, cessant de se colorer et de se montrer distincts au voisinage de la limitante externe; - *r*, vide de rétraction. — Apochr. 2, 1,30 × 12 (gross. : 1500) [9, 22, 105].

FIG. **55**. *Id.*, mêmes formations à un stade antérieur. — *c*, chorion en voie d'organisation, à piliers peu colorables et mal arrêtés dans leur forme; - *f*, épithélium choriogène, simple contour des cellules (allongées et couchées, à ce stade et dans cette région); — *l*, lacunes accidentelles; — *mv*, membrane vitelline, beaucoup plus épaisse qu'au stade de la FIG. **54**; — *o*, ovoplasme. — Même gross. [22, 24].

FIG. **56**. *Meigenia floralis* MEIG., chorion et membrane vitelline de la région dorsale à un stade très avancé. — *c*, chorion ne laissant reconnaître aucun détail structural; — *f*, esquisse des cellules choriogènes, longues et couchées; — *mv*, membrane vitelline encore très épaisse, homogène. — Même gross. [11, 24].

FIG. **57**. *Id.*, coupe de la membrane vitelline *mv* plus jeune, se montrant comme une bande épaisse, incluant çà et là des vacuoles; — *o*, ovoplasme. — Même gross. [12].

FIG. **58**. *Micropalpus pudicus* RND., état définitif des enveloppes d'après une coupe de l'œuf traité dans l'utérus incubateur. - *c*, chorion offrant des parties plus épaisses d'aspect scalariforme et des parties plus minces à structure indistincte; — *mv*, membrane vitelline homogène, colorable, appliquée sur l'ovoplasme *o* et l'accompagnant dans le retrait provoqué par les réactifs. — Même gross. [9, 20, 109].

FIG. **59**. *Id.*, membrane vitelline *mv* plus jeune, à un stade où le chorion est encore absent; région postérieure de la chambre ovocytaire où les noyaux *n* de l'épithélium choriogène passent de la forme aplatie, qu'ils ont sur le contour latéral de l'œuf, à la forme arrondie qu'ils ont au pôle postérieur; la membrane vitelline émet dans l'ovoplasme des expansions qui s'y épuisent insensiblement. — Même gross. [11].

FIG. **60**. *Fausta radicum* B. B., un des aspects de la membrane vitelline sur le contour latéral de l'œuf avant l'apparition du chorion. — *mv*, cette membrane très épaisse, à zones externe et interne condensées, contenant en pleine épaisseur des vacuoles qui s'exagèrent facilement dans les traitements; — *f*, épaisseur de l'épithélium choriogène. — Même gross. [12].

FIG. **61**. *Id.*, un des aspects de la même enveloppe à la première apparition du chorion. — *c*, ébauche du chorion sous la forme d'un liséré pâle, se colorant

plus faiblement et autrement que la membrane vitelline, sans détails structuraux; — *f*, épithélium choriogène; — *mv*, membrane vitelline apparemment en continuité avec la substance ovoplasmique et comme moulée sur une série périphérique de vacuoles inégales; — *o*, ovoplasme; — *v*, sphérule vitelline. — Liq. picro-formo-acétique, même gross. [15].

FIG. **62**. *Cyrtophlebia elata* MEIG., état très avancé des enveloppes d'après la coupe d'un œuf prêt à abandonner l'ovariole. — *c*, chorion, d'épaisseur à peu près définitive, dont les piliers ne montrent bien que leur pied; — *f*, limite de l'épithélium indiquée par un pointillé; — *mv*, membrane vitelline, n'ayant pas atteint son état de condensation définitive; — *o*, ovoplasme; — *r*, vide de rétraction. — Même technique et même gross. [9, 11, 23].

FIG. **63**. *Id.*, fragment de chorion vu de face, d'après une coupe rasante correctement colorée, stade presque définitif; le fond gris correspond aux limitantes, les images anguleuses plus teintées sont dues aux piliers vus en raccourci. — Même technique et même gross. [20].

FIG. **64**. *Id.*, coupe perpendiculaire de la membrane vitelline jeune avant l'apparition du chorion. — *f*, esquisse de l'épithélium; — *mv*, membrane vitelline; — *o*, ovoplasme abondamment chargé de sphères vitellines de nature complexe. — Solution mercurique de PETRUNKEWITSCH, même gross. [12].

FIG. **65**. *Id.*, portion de la même enveloppe vue de face au même stade, d'après une coupe rasante; la partie dessinée ou seulement esquissée comprend trois aréoles, *a*, *b*, *c*, qui correspondent à autant de cellules choriogènes, et dont l'individualisation est due en partie aux différences d'épaisseur, en partie à la distribution des vacuoles bulliformes. — Liq. picro-formo-acétique, même gross. [12].

FIG. **66**. *Compsilura concinnata* MEIG., membrane vitelline très jeune, telle qu'elle se présente au pôle postérieur de l'œuf sur les coupes axiales; elle tranche sur l'ovoplasme par sa densité et sa colorabilité, mais est d'ailleurs en complète continuité avec sa substance; vacuoles bulliformes en plusieurs couches. — Liq. picro-formo-acétique; même gross. [12, 15].

FIG. **67**. *Id.*, membrane vitelline à un stade encore jeune (au moment où s'organise le micropyle), d'après du matériel fixé au FLEMMING; le réactif paraît avoir produit une forte contraction qui aurait prématurément amené l'enveloppe à l'état de pellicule mince; il existe en dessous une couche de vacuoles plates et régularisées. — Même gross. [15].

FIG. **68**. *Id.*, membrane vitelline à un stade plus avancé, d'après du matériel fixé au liquide picro-formo-acétique. — *c*, chorion pelliculaire; — *f*, épithélium choriogène; — *mv*, membrane vitelline encore plus épaisse que le chorion, mais appelée à se condenser; — *r*, vide de rétraction. — Même gross. [23].

FIG. **69**. *Calliphora erythrocephala* MEIG., membrane vitelline jeune en coupe perpendiculaire. — *f*, esquisse de quatre cellules choriogènes; — *mv*, membrane

vitelline à pseudo-structure, ici très marquée, résultant d'une division en gros prismes perpendiculaires, isolée par rétraction de l'ovoplasme et de l'épithélium; — *o*, ovoplasme avec sphères vitellines homogènes. — ZENKER; même gross. [12].

FIG. **70-73**. *Développement du pédoncule fixateur chez « Carcelia ».*

FIG. **70**. *Carcelia Cheloniae* RND., portion postérieure de la chambre ovocytaire lors de la première différenciation des cellules formatrices, coupe axiale. — *cl*, clivage rétractionnel de la membrane vitelline; — *f*, cellules choriogènes formant une calotte dont la plus grande épaisseur correspond au futur pédoncule; - *mv*, membrane vitelline homogène. — CARNOY. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [42, 43, 44].

FIG. **71**. *Id.*, même région, stade où le pédoncule est à moitié formé. — *c*, couche choriale dont l'appendice est une dépendance; sa structure, bien marquée à gauche de la figure, devient indistincte sur l'appendice où l'on remarque seulement une zone superficielle plus claire et une partie profonde plus obscure (peut-être parce que l'extration du colorant y est moins complète); — *mv*, membrane vitelline; la calotte épithéliale est devenue une élevure en dôme où les cellules basales et latérales ont pris une nouvelle orientation; la rétraction due aux réactifs a fait apparaître des vides artificiels entre les cellules et autour de la formation choriale. — Même préparation et même gross. [42, 43, 44, 48].

FIG. **72**. *Id.*, région distale de l'appendice à peu près achevé et de l'élevure cellulaire, coupe suivant le plan de symétrie de l'appendice; les cellules latérales ont leur segment interne transformé en lanière et poussent de bas en haut. — *p*, bouton terminal du pédoncule; — *r*, vide de rétraction. — Même préparation, même gross. [42, 43].

FIG. **73**. *Id.*, coupe transversale de l'appendice et de l'élevure choriogène incomplètement dessinée; la tige de l'appendice est excentrique et les cellules choriogènes sont inégalement développées autour d'elle; le bouton terminal se forme du côté des cellules les plus longues. — CARNOY; même gross. [43].

FIG. **74-81**. *Cellules micropylaires.*

FIG. **74**. *Gonia atra* MEIG., chambre ovocytaire au moment où le développement de la membrane vitelline va débuter et chambre nourricière correspondante, esquisse de la coupe axiale. — *fm*, cellules micropylaires formant un îlot épithélial, ici bien isolé, à la partie antérieure de la chambre nourricière; — *t*, cellules nourricières à limites indistinctes, à noyaux inégaux; — *vg*, noyau de l'ovocyte. — Liq. picro-formo-acétique, gross. : 150. [58].

FIG. **75**. *Blepharidea vulgaris* FALL., coupe correspondante à un stade un peu plus avancé; le groupe des cellules micropylaires *fm* est descendu au milieu des nourricières. — Même technique et même gross. [58].

FIG. **76**. *Id.*, la coupe correspondante un peu plus tard; les cellules micropylaires *fm* se sont installées contre l'ovocyte; d'autres cellules épithéliales *e* demeurent encore çà et là dans la chambre nourricière; la membrane vitelline (indiquée par un trait fort) se développe à toutes et aux seules surfaces de contact entre l'ovocyte et les épithéliales; les cellules formant le revêtement latéral de l'ovocyte s'allongent vers les micropylaires. — Même gross. [58].

FIG. **77**. *Id.*, coupe médiane de la chambre ovocytaire au moment où va se former le micropyle, dessin inachevé. — *e*, noyaux de cellules épithéliales de la chambre nourricière (limites cellulaires indistinctes); — *f*, cellules épithéliales formant le revêtement latéral de l'ovocyte (cellules basses), ou s'allongeant vers les micropylaires pour compléter le revêtement antérieur (cellules obliquement allongées, à limites ordinairement visibles); — *fm*, cellules micropylaires; — *mv*, membrane vitelline jeune; — *rm*, sa région micropylaire fortement proéminente du côté de l'ovoplasme et tendant ici à se décomposer en lanières; exceptionnellement la résorption des cellules nourricières se montre complète — CARNOY; apochr 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [59, 62, 81].

FIG. **78**. *Id*, aspect des cellules micropylaires et du conducteur micropylaire jeune immédiatement avant l'élaboration du chorion. — *cm*, conducteur; — *mv*, membrane vitelline plus condensée que dans le cas précédent; le renflement de la région micropylaire n'est pas déchiqueté en lanières. — Liq. picro-formo-acétique; même gross. [62].

FIG. **79**. *Compsilura concinnata* MEIG., cellules micropylaires à leur arrivée contre l'œuf (noyau en avant par rapport au sens du déplacement, impressionnabilité spéciale aux réactifs). — Même fixation et même gross. [59, 60].

FIG. **80**. *Id.*, région antérieure de la chambre ovocytaire à l'époque où s'organise le micropyle, coupe médiane incomplète et incomplètement dessinée. — *f*, noyaux des cellules choriogènes communes; — *fm*, cellules micropylaires (noyau remonté, cytoplasme fibrillaire); — *mv*, membrane vitelline : au-dessous court une ligne fine réunie à la ligne forte par des piliers, qui est peut-être une apparence due à la régularisation de vacuoles périphériques; on pourrait aussi l'interpréter comme la part propre de l'œuf dans la formation mixte, ici dédoublée, que représente la membrane vitelline; il n'y a pas d'épaississement micropylaire caractérisé; il existe une perforation médiane (entomicropylaire) et deux plis minces, symétriques par rapport à cette perforation, de formation plus récente; — *nt*, contour d'un noyau de cellule nourricière en voie de résorption. — FLEMMING; gross. : 750 [60, 61, 63, 64].

FIG. **81**. *Id.*, mêmes parties et à peu près même stade d'après du matériel fixé à la liqueur picro-formo-acétique, dessin inachevé à gauche. — *e*, un noyau épithélial de la chambre à nourricières; — *el*, épaississement local de la membrane vitelline; — *esm*, épaississement sous-micropylaire; la membrane vitelline proprement dite, marquée du côté des cellules par un trait fort, porte une interruption médiane

(perforation entomicropylaire) qui ne semble pas se continuer dans l'épaississement; — *fm*, cellules micropylaires; *i*, interruption temporaire de la membrane vitelline au niveau d'un « corps intermédiaire », conservé dans sa forme très correcte durant toute la période d'accroissement (un autre se voit fortuitement dans la position à peu près symétrique, à droite des cellules micropylaires); — *n*, noyau de nourricière en voie de résorption; — *o*, ovoplasme; — *t*, corps de cellule nourricière. — Même gross. [58, 59, 60, 61, 63, 72]

PLANCHE V.

Fig. **82-97**. *Structure et développement de l'appareil micropylaire chez les Muscides.*

FIG. **82**. *Compsilura concinnata* Meig., partie antérieure de la chambre ovocytaire et de la chambre nourricière résiduelle au moment où se constitue le micropyle, coupe médiane; ovocyte tronqué-excavé en avant, le fond de l'excavation correspondant à l'appareil micropylaire; une seule enveloppe : la membrane vitelline *mv*, très irrégulière, fortement épaissie et retenant très inégalement l'hématoxyline dans la région micropylaire; parmi les cellules épithéliales, dont les limites sont le plus souvent indistinctes, trois micropylaires dont les grands noyaux sont en rangée transversale et dont les cytoplasmes forment un ensemble vaguement et irrégulièrement fibrillaire, qui aboutit à la dépression médiane de la membrane vitelline et s'y termine par une zone de substance plus homogène, le conducteur micropylaire; deux nourricières presque totalement résorbées, *t*. — Liq. picro-formo-acétique; apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [61, 63, 66, 68].

FIG. **83**. *Id.*, mêmes parties dans une autre chambre sensiblement au même stade; l'épaississement antérieur de la membrane vitelline, toujours très considérable par rapport aux régions latérales, est plus uniforme; le conducteur micropylaire est élevé en cône et limité par des aspérités visiblement détachées de traînées vagues situées au-dessus, qui sont orientées vers les noyaux des cellules micropylaires. — Même préparation; même gross. [61, 63, 66].

FIG. **84** *Id.*, mêmes parties à un stade un peu plus avancé. — *c*, chorion, sous forme de pellicule irrégulière très colorable, percé d'un large orifice (pertuis ectomicropylaire) livrant passage au conducteur, encore indistinct au-dessus des parties minces de la membrane vitelline; — *cm*, conducteur micropylaire étiré à sa base en forme de tige, par suite de la rétraction qui a éloigné les enveloppes de l'épithélium, s'épanouissant en haut en une sorte de gerbe (détail exagéré dans la gravure), qui correspond à une transformation relativement peu avancée des corps cytoplasmiques des micropylaires; — *mv*, membrane vitelline; — *p*, perforation à contours un peu vagues paraissant exister dans la membrane vitelline (?); — *r*, vide de rétraction. — Même fixation, même gross. [63, 66, 67, 68].

FIG. **85**. *Micropalpus pudicus* Rnd., région antérieure de la chambre à ovocyte et de la chambre à nourricières lorsque l'appareil micropylaire commence à se constituer, coupe médiane ; la rétraction, au lieu de séparer la membrane vitelline *mv* des parties adjacentes, y a produit un clivage avec étirement de traînées visqueuses, laissant reconnaître l'épaississement très prédominant de toute la région antérieure et, au milieu, une partie non clivée indiquant un état spécial à la place du prochain micropyle; trois cellules micropylaires visibles; cellules nourricières très incomplètement résorbées. — Même préparation et même gross. [63, 66, 67].

FIG. **86**. *Id.*, coupe correspondante, stade plus avancé. – *c*, chorion, très distinct au côté droit de la figure, où il est isolé par rétraction, indistinct dans toute la région antérieure et à gauche; — *mv*, membrane vitelline, épaissie et très colorable sur le devant de l'ovocyte; il paraît exister au point de plus grande épaisseur un orifice caverneux, à parois irrégulières, occupé par une substance homogène (perforation entomicropylaire envahie par le pied du conducteur); au-dessus, les traînées ordinaires orientées vers les noyaux des cellules micropylaires, qui constituent la forme actuelle du conducteur externe; — *r*, vide de rétraction. – Même fixation, même gross. [63, 64, 66].

FIG. **87**. *Fausta radicum* B. B., coupe correspondante, stade de la première apparition du chorion sur le devant de l'œuf. — *c*, chorion, assez épais et structuré, à gauche de la figure, peu distinct à droite, pelliculaire sur le devant de l'œuf où il est représenté par une forte ligne noire émettant çà et là des saillies en pointes et offrant au milieu une large ouverture (la perforation ectomicropylaire) par où descend le conducteur; celui-ci sous forme d'un amas conique vaguement fibrillaire et zoné, qui vient appuyer son sommet sur la membrane vitelline; la forme conique probablement due à un étirement survenu dans une rétraction locale de l'ovoplasme; trois noyaux de cellules micropylaires au-dessus du conducteur : — *mv*, membrane vitelline, pelliculaire sur le contour latéral, épaisse en avant, en continuité avec la substance ovoplasmique par des travées perpendiculaires, subitement déprimée au milieu où un vide de rétraction la sépare du chorion. – Même fixation, même gross. [63, 64, 66, 67, 69].

FIG. **88**. *Id.*, coupe correspondante, même stade ou stade un peu plus jeune (une cellule nourricière encore très incomplètement résorbée); la rétraction médiane, ici plus accusée, a fait naître entre les deux enveloppes un vide considérable; la traction exercée par là a produit sur le conducteur un étirement qui l'a réduit à l'état de fil, et sur la membrane vitelline à laquelle il adhère un relèvement en cône; le chorion, plus épais que dans le cas de la figure précédente mais moins colorable, sauf sur les bords de l'orifice, est resté en place; la partie extrachoriale du conducteur passe insensiblement à la masse cytoplasmique indivise, fibrillaire des cellules micropylaires (trois noyaux visibles). — Même préparation; même gross. [64, 66, 67, 69].

FIG. **89**. *Id.*, coupe correspondante, stade beaucoup plus avancé (ne sont complètement dessinés que les enveloppes et le conducteur) ; membrane vitelline

anhiste, intimement accolée au chorion structuré dans les parties minces, nettement séparée dans la région micropylaire où elle est épaisse, déprimée et inégalement décolorée (hématoxyline ferrique); la décoloration locale qui se remarque sous le conducteur comporte peut-être la même interprétation que celle de la FIG. **86**; le chorion, très nettement structuré au-delà de la région micropylaire, est seulement très épais et inégal autour de l'orifice; le conducteur a la forme d'un amas surbaissé, débordant, appliqué sur l'ectomicropyle; une apparence vague et fuyante ferait penser à un tunnel interne. — Même fixation; même gross. [63, 67, 69].

FIG. **90**. *Id.*, coupe correspondante, stade légèrement moins avancé; le chorion est moins épais et moins accidenté autour de l'orifice ectomicropylaire; la membrane vitelline n'est pas déprimée. — Même fixation; même gross. [64, 67, 69].

FIG. **91**. *Carcelia Cheloniae* ROND., partie antérieure de la chambre ovocytaire et de la chambre nourricière résiduelle au moment où le chorion va se former sur le devant de l'œuf, coupe médiane; la membrane vitelline est homogène et graduellement épaissie jusqu'au pôle, où elle envoie dans l'ovoplasme un appendice globuleux (appendice entomicropylaire); les cellules micropylaires ne se distinguent des choriogènes ordinaires que par leur situation; la chambre nourricière n'est représentée en haut de la figure que par quelques restes dégénérescents. — CARNOY; même gross. [62, 65, 67].

FIG. **92**. *Id.*, partie antérieure d'une coupe médiane de l'œuf et de la membrane vitelline à un stade très avancé, renseignant sur le sort probable de l'appendice. — *mi*, région micropylaire de la membrane vitelline *mv;* l'appendice, réduit et modifié dans sa forme, semble plonger dans une masse claire qui pourrait être due à des produits de digestion incomplètement assimilés par l'ovoplasme (?); — *o*, corps de l'œuf, dont la zone périphérique chargée de granules dessine le contour de la masse claire. — CARNOY; même gross. [62, 65].

FIG. **93**. *Id.*, coupe médiane à travers les enveloppes seules, à un stade où le chorion est formé, mais où ses dépendances micropylaires sont incomplètes. — *c*, chorion structuré, à limitante externe épaisse, offrant des inégalités superficielles qui s'accentuent vers le pôle; deux de ces inégalités, α, β, sont la coupe d'une crête annulaire destinée à se compléter, s'élèvent autour d'une excavation γ; — *mi*, appendice entomicropylaire avec, au milieu, une masse plus difficile à décolorer et, en haut, une large excavation en entonnoir, celle-ci paraît en continuité, grâce à une substance finement granuleuse qui la remplit et la déborde, avec le plancher de γ. — *mv*, membrane vitelline s'épaississant graduellement à mesure qu'on avance vers l'appendice. — Apochr. 2, 1,30 × 12 (gross. : 1500) [62, 64, 70].

FIG. **94**. *Id.*, coupe médiane de la chambre ovocytaire et de la chambre nourricière résiduelle d'où est tirée la figure précédente. — CARNOY; apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [62, 64, 65, 67, 70].

FIG. **95**. *Id.*, coupe correspondante, stade plus avancé, dessin inachevé. — *c*, chorion, à limitante externe notablement épaissie; — *me*, sa région micropylaire,

dont l'excavation médiane est large et profonde; — *mi*, appendice entomicropylaire rejeté très loin par suite d'une forte rétraction de l'ovoplasme *o;* — *mv*, membrane vitelline; — *r*, vide de rétraction. — Même fixation; même gross. [9, 62, 70].

FIG. **96**. *Id.*, coupe médiane de l'ectomicropyle dans un œuf prêt à abandonner l'ovariole. — *c*, chorion devenant brusquement homogène au voisinage de l'appareil; — α, β, élevure choriale en forme de tubercule creux, percée en haut de plusieurs pertuis aboutissant à la cavité γ (comparer avec FIG. **93**); celle-ci paraît isolée de l'entomicropyle par un plancher mince imperforé et une couche granuleuse qui se clive rarement dans les rétractions modérées. — Apochr. 2, 1,30 × 8 (gross. : 1000) [52, 67, 71].

FIG. **97**. *Id.*, profil du tubercule ectomicropylaire dans l'œuf extrait de l'utérus incubateur. — Gross. : 500 [67, 71].

FIG. **98-99**. *Développement du micropyle chez « Apis »*.

FIG. **98**. *Apis ligustica* SPIN., partie antérieure de la chambre ovocytaire et de la chambre nourricière résiduelle avant la formation du chorion, coupe médiane. — *ct*, chambre nourricière formant un ensemble lâche, vacuoleux, d'aspect pathologique, où se distinguent des noyaux épithéliaux bien conservés et des restes dégénérescents de cellules nourricières; — *f*, cellules choriogènes formant un revêtement continu au niveau de l'ébauche micropylaire; — *mv*, membrane vitelline, considérablement épaissie sur le devant de l'œuf et interrompue par un large orifice entomicropylaire; — *o*, ovoplasme en rapport, par des travées d'union, avec la membrane vitelline et avec la traînée descendante qui correspond à l'entomicropyle. — Liq. picro-formo-acétique; même gross. [76, 77].

FIG. **99**. *Id.*, coupe correspondante, stade légèrement plus avancé. — *ct*, *f*, *mv*, même signification; — *fm*, groupe de cellules épithéliales plus étroites que les ordinaires, constituant au-dessus de l'orifice entomicropylaire un faisceau conique à base externe, qui fonctionne comme les cellules micropylaires des Muscides, mais dont l'origine est à déterminer; les bords de l'orifice entomicropylaire sont irréguliers; il existe dans l'ovoplasme de nombreux et riches noyaux de BLOCHMANN. — Même fixation; même gross. [76, 77, 78, 199].

PLANCHE VI.

FIG. **100-101**. *Enveloppes et leurs dépendances chez « Apis »*.

FIG. **100**. *Apis ligustica* SPIN., coupe longitudinale d'un œuf complètement développé et de son revêtement épithélial repoussé en dehors par un extra-ovat accidentel; la substance sortie de l'œuf s'est insinuée en couche uniforme, non entre

les deux enveloppes, pourtant non adhérentes et très séparées par places, mais entre le chorion et l'épithélium choriogène, en prenant un état alvéolaire qui rappelle un peu celui de l'œuf. — *d*, lieu de rupture de la double enveloppe; — *ea*, épithélium correspondant à la région adhésive du chorion, située un peu latéralement par rapport au pôle postérieur; les cellules y sont beaucoup plus hautes et beaucoup moins épuisées que sur le contour latéral; — *ech*, épithélium correspondant à la région micropylaire, à cellules actuellement moins hautes que celles de *ca*, mais plus hautes que les choriogènes communes, qui sont très aplaties et dont les noyaux punctiformes se voient çà et là sur le contour externe de la figure; — *em*, ectomicropyle, indistinct à ce grossissement. — Liq. picro-formo-acétique; faible gross. [46, 77, 199].

FIG. **101**. *Id.*, ectomicropyle et région sous-jacente plus grossis. — *c*, chorion, d'apparence homogène; — *em*, entomicropyle formé par un ensemble de canaux obliques bien distincts en dehors, devenant indistincts en dedans; ils paraissent converger vers un petit espace que des traînées de substance étirée réunissent encore à l'entomicropyle; celui-ci ne se distingue sur la membrane vitelline *mv* que par des irrégularités d'épaisseur sans doute accidentelles. — Apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [77, 78].

FIG. **102-104**. *Dégâts parasitaires indirects n'intéressant pas l'appareil reproducteur.*

FIG. **102**. *Leptynia hispanica* BOL., adulte parasité longtemps avant la dernière mue par des larves de *Thrixion*, cellule adipeuse trinucléée demeurée à l'état larvaire. — n_1, n_2, n_3, les trois noyaux, à deux stades caryocinétiques différents; — *va*, vacuoles graisseuses. — Sublimé acide; gross. : 500 [119].

FIG. **103**. *Id.*, adulte normal, coupe d'un lobe adipeux comprenant une cellule trinucléée à gauche, une cellule uninucléée à droite; il existe dans le cytoplasme de nombreuses vacuoles graisseuses parfois développées contre le noyau et déterminant dans son contour une véritable crénelure. — Même fixation; gross. : 230 [118, 119].

FIG. **104**. *Id.*, adulte très épuisé par le parasitisme (larves de *Thrixion*), coupe d'un lobe adipeux entièrement dépourvu de vacuoles graisseuses. — Même fixation; même gross. [118, 119].

FIG. **105-112**. *Phénomènes histopathologiques de la castration parasitaire indirecte chez « Bombus terrestris » L. reine, sphérularisé; fixation au* FLEMMING; *dessins ramenés au gross. 500.*

FIG. **105**. Partie d'une cellule nourricière malade. — *cy*, cytoplasme parsemé de corpuscules colorables et de petites masses à structure hétérogène; — *l*, saillie pédiculisée de cytoplasme, dont la production constitue un stade normal de la

lobulisation du noyau, mais qui pourrait donner lieu pathologiquement à une amputation, lorsque la dépression du corps cytoplasmique survient à l'époque où elle se forme; — *n*, noyau encore simple, d'aspect normal [170, 174].

FIG. **106.** Région postérieure d'une coupe longitudinale à anomalies multiples comprenant, en plus d'un amoncellement de cellules épithéliales, l'ovocyte et cinq cellules nourricières totalement ou partiellement représentées. — *ech*, épithélium choriogène irrégulièrement stratifié et ramassé en arrière de l'ovocyte, à nombreuses cellules gonflées et diversement altérées; — *nc*, noyaux de cellules épithéliales perdus dans le cytoplasme d'une cellule nourricière où ils dégénèrent; — *o*, ovocyte dont le noyau est visible sous la forme d'une grande vésicule à réseau chromatique pauvre; il est engagé par la plus grande partie de sa masse au milieu des nourricières, alors que les ovocytes normaux de même âge en sont complètement isolés; il contient un très grand nombre de noyaux de BLOCHMANN, dont la multiplicité indique un ovocyte vieillot et rapetissé, ou un ovocyte envahi prématurément par suite de son état de dépression; — *po*, pli de la basale, laquelle paraît très forte parce que rétractée; — t_1-t_5, cellules nourricières [167, 169, 178].

FIG. **107.** Une nourricière dont le noyau *n* contient, sous la forme d'inclusions, des lobes cytoplasmiques amputés. — *cy*, cytoplasme n'émettant actuellement aucune proéminence dans le noyau; — l_1, lobe émis précocement mais amputé et devenu globuleux, à structure déjà modifiée, contenant une vacuole de dégénérescence; — l_2, corpuscule de même signification, avec une sphérule centrale plus colorable [170].

FIG. **108.** . Fragment de cellule nourricière dont le noyau *n*, après avoir atteint la forme dite lobée, a récupéré sa forme simple par amputation de trois lobes cytoplasmiques. — *cy*, cytoplasme offrant en haut de la figure des irrégularités structurales qui indiquent un état de dépression; — l_1-l_3, lobes cytoplasmiques amputés et devenus globuleux; leur structure est assez modifiée pour montrer qu'il s'agit de parties indépendantes; elle l'est trop peu pour qu'on puisse méconnaître leur origine; leur état de dégénérescence et de résorption s'indique, dans le cas de l_1, par l'apparition d'une grande vacuole à contenu partiellement coagulable en traînées qui rappelleraient aisément un réseau chromatique décoloré [170, 171].

FIG. **109.** Une des manières de faire de l'épithélium choriogène lors de la désagrégation de l'ovocyte, d'après une coupe longitudinale. — *ech*, épithélium choriogène; plusieurs cellules ont perdu tout rapport avec la membrane basale et pris une forme polyédrique; elles se montrent hypertrophiées, uni- ou binucléées et finissent par éclater en expulsant leur noyau; — *nc*, un de ces noyaux libres, très gonflé; — *od*, ovoplasme en désagrégation [179].

FIG. **110.** Un des modes de dégénérescence des chambres nourricières d'après une coupe longitudinale. — *mb*, membrane basale de l'épithélium; — n_1, n_2, n_3, restes de noyaux de nourricières désagrégés en granules chromatiques dont l'ensemble rappelle plus ou moins nettement la forme originelle; ils plongent dans une masse peu colorable dérivée du cytoplasme, toute parsemée de granules détachés de l'amas

nucléaire; — *ne*, noyaux de l'épithélium devenus libres entre les nourricières ou parmi leurs débris, quelques-uns bien conservés, d'autres condensés en masses hyperchromatiques [176, 179, 180].

FIG. **111**. Fragment d'une coupe de chambre ovocytaire en état de désagrégation et de résorption avancées. — *mv*, morceaux de la membrane vitelline brisée et pétrie avec la substance ovoplasmique sous l'action de la musculature de l'ovariole; leur présence indique l'âge de l'ovocyte au moment où il a succombé; — *ne*, noyaux épithéliaux introduits de même mécaniquement dans la masse de l'ovoplasme où ils se transforment en blocs hyperchromatiques; — *od*, ovoplasme en désagrégation [168, 179, 180].

FIG. **112**. Fragment d'une coupe où la désagrégation de l'ovocyte et la transformation des noyaux épithéliaux sont moins avancées. — *mb*, membrane basale; — *ne*, noyaux épithéliaux devenus libres, quelques-uns gonflés, mais d'aspect à peu près normal, quelques-uns en voie de fragmentation, d'autres déjà transformés en masses hyperchromatiques; — *od*, substance ovoplasmique morcelée en gros fragments qui paraissent se résorber par la périphérie sans subir de modifications bien sensibles de structure ou de colorabilité [168, 179, 180].

PLANCHE VII.

FIG. **113**. *Forficula auricularia* L. hébergeant une grosse larve III de *Ceromasia rufipes*, partie d'une chambre ovocytaire très déformée, où l'ovocyte est en voie de dégénérescence, l'épithélium choriogène demeurant en pleine prospérité (une cinèse). — Liq. picro-formo-acétique; apochr. 2, 1,30 × 4 (gross. : 500) [204].

FIG. **114-123**. *Phénomènes histopathologiques dans les ovaires de Muscides en état de castration indirecte non parasitaire.*

FIG. **114**. *Blepharidea vulgaris* FALL., mouche capturée l'utérus incubateur déjà bourré d'œufs en développement, coupe médiane d'une chambre ovocytaire avec les nourricières correspondantes, devenue malade au moment où s'élaborait la membrane vitelline; réticulum ovoplasmique à larges mailles; épithélium vacuolisé dans sa zone interne infranucléaire; nourricières normales. — Liq. picro-formo-acétique; dessin ramené au gross. 230 [189].

FIG. **115**. *Id.*, mouche capturée dans les mêmes conditions, coupe correspondante où l'ovocyte et les nourricières sont en état de complet délabrement. — *f*, épithélium choriogène; — *fm*, groupe de cellules micropylaires déjà parvenu au voisinage de l'ovocyte quand les désordres se sont déclarés; il est remarquable qu'il est bien conservé, quoique isolé au milieu de débris, moins prospère toutefois que l'épithélium choriogène; — *rmv*, reste de membrane vitelline; — *ro*, restes de l'ovocyte, formés d'un fond où la structure rappelle celle de la figure précédente, morcelés et par-

tiellement transformés en blocs denses hyperchromatiques; — *rt*, restes de nourricières imprégnés de substance chromatique (dérivée du noyau) qu'ils expulsent sous la forme de boules en se resserrant. — Même fixation, même gross. [190].

FIG. **116**. *Id.*, mouche ayant passé sa dernière période larvaire dans une chenille captive, fixée dès l'éclosion, coupe correspondante; les dégâts commencent par l'épithélium, tout le reste étant encore normal. — *e*, épithélium discontinu de la chambre à nourricières; — *f*, épithélium choriogène, partie saine; — *fm*, une cellule micropylaire remarquablement grande; — *o*, ovocyte à structure fine; — *rf*, épithélium choriogène, partie nécrosée, formant une plage dégénérative hyperchromatique; — *t*, nourricières; — *vg*, vésicule germinative. — Même fixation, même gross. [192].

FIG. **117**. *Id.*, même préparation que FIG. **115**, partie d'une chambre où les phénomènes se compliquent par la manière de faire de l'épithélium; dans celui-ci, *f*, les limites cellulaires et la disposition en couche simple ont généralement disparu, le syncytium résultant offrant de nombreux noyaux clairs et, çà et là, des boules intracytoplasmiques auréolées d'un vide de rétraction, dont l'aspect et la colorabilité sont ceux des boules chromatiques émises par les restes des nourricières *rt* (phagocytose); ces restes offrent les mêmes caractères que dans le cas de la FIG. **115**; à mesure qu'ils s'usent par la périphérie, le syncytium épithélial se resserre et s'épaissit. — Même fixation; gross. : 500 [190, 193].

FIG. **118**. *Cyrtophlebia elata* MEIG., mouche ayant passé sa dernière période larvaire dans une chenille captive, traitée à l'éclosion, coupe d'une chambre où l'ovocyte est en état de résorption très avancée. — *mv*, membrane vitelline; son épaisseur considérable et son aspect crénelé témoignent du rétrécissement général de l'enveloppe épithéliale, pendant la résorption de son contenu; — *ro*, résidu ovocytaire s'usant par la périphérie en se transformant en un liquide granuleux, où nagent des granules denses très colorables; l'épithélium est bien conservé; à relever sa forme haute résultant, non d'une croissance, mais d'une rétraction en largeur qui le ramène à un stade bien antérieur à celui qui correspond à la mort de l'ovocyte; quelques restes dégénératifs et une vaste lacune claire, à la partie supérieure de la figure, se rattachant à la résorption particulière des nourricières. — Même fixation; dessin ramené au gross. 230 [192, 193].

FIG. **119**. *Id.*, mouche traitée dans les mêmes conditions, coupe montrant la dégénérescence simultanée des cellules de la lignée sexuelle et des épithéliales; ces dernières forment une enveloppe générale où, sur un fond correspondant à un cytoplasme syncytial, se détachent les noyaux sous la forme de grosses vésicules claires, incluant une ou plusieurs sphérules très colorables, qui paraissent correspondre quelquefois au nucléole, quelquefois au réseau chromatique condensé; l'ovocyte et les nourricières sont représentés par des blocs disloqués, chamarrés de parties colorables et de parties pâles, se résorbant graduellement. — Même fixation; gross. : 500.

FIG. **120**. *Id.*, mouche traitée dans les mêmes conditions, une des très grandes cellules spéciales qui se détachent du calicule et remontent dans l'ovariole parmi les chambres en dégénérescence. — *n*, noyau; - *rph*, restes de petites cellules épithéliales entraînées par la grande et prenant l'aspect de cellules phagocytées. — Sublimé acide (PETRUNKEWITSCH); dessin ramené au gross. 500 [194].

FIG. **121**. *Ptychomyia selecta* MEIG., mouche traitée dans des conditions analogues, coupe d'une chambre en dégénérescence où l'épithélium choriogène forme une enveloppe générale, commune aux restes de l'ovocyte, des nourricières et des micropylaires. — *fm*, îlot de cellules micropylaires à noyau condensé, mais bien reconnaissable; — *ro*, résidu ovoplasmique; — *rt*, résidu de cellules nourricières; l'épithélium conserve en arrière (bas de la figure) son aspect commun; sur les côtés il prend celui d'un épithélium stratifié, sans limites cellulaires visibles, avec nombre de noyaux altérés et des boules chromophiles qui peuvent s'interpréter, dans beaucoup de cas, comme des parties phagocytées; en avant, les noyaux identifiables sont plus rares; on y voit des blocs volumineux hyperchromatiques, probablement restes des nourricières enrobés passivement par l'épithélium, dans le mouvement général de resserrement qui lui vient de la musculature de l'enveloppe péritonéale. — Liq. picro-formo-acétique; dessin ramené au gross. 260 [193].

FIG. **122**. *Fausta radicum* B.B., mouche morte probablement intoxiquée (rétention forcée de la ponte), coupe d'un amas dégénératif représentant un reste de chambre ovocytaire; nombreux noyaux épithéliaux, dont quelques-uns encore en place dans un reste de cytoplasme syncytial, d'autres flottants; blocs arrondis et sphérules hyperchromatiques dérivant de l'ovocyte ou des nourricières. — Même fixation; gross. : 500 [194].

FIG. **123**. *Id.*, même préparation, coupe dans la plus ancienne chambre d'un ovariole. — *cy*, cytoplasme de cellule nourricière, avec fines vacuoles et plaques plus colorables, indices de l'état pathologique; — *f*, épithélium relativement sain, mais formant en arrière de l'ovocyte un amas conjonctivoïde à limites intercellulaires indistinctes; - *nt*, noyau de cellule nourricière très rétracté; — *o*, ovocyte irrégulièrement enfoncé entre les nourricières, montrant, disséminées un peu partout et plus abondantes autour de la vésicule germinative *vg*, de nombreuses sphérules vitellines, qui n'apparaissent d'ordinaire que dans des ovocytes beaucoup plus développés; cette circonstance ainsi que la situation anomale font penser à un ovocyte se rapetissant sans modifier beaucoup sa structure. — Même gross. [193].

FIG. **124**. *Apis ligustica* SPIN., cas de dégénérescence ovarienne accidentelle, tronçon de la coupe médiane d'une chambre où l'ovocyte se rapetisse par résorption sans modifier beaucoup sa structure; le rapetissement est manifesté : 1° par le nombre très grand de sphérules vitellines sur l'unité de surface; 2° par l'état ratatiné de la membrane vitelline *mv;* ce rapetissement permet d'interpréter l'aspect étrange de l'épithélium choriogène *f*, redevenu haut (il est bas au moment où se

forme la membrane vitelline), et émettant des prolongements qui s'engrènent avec les dentelures de la membrane vitelline. — Même fixation; gross. : 260 [201].

FIG. **125-128**. *Phénomènes histopathologiques dans les ovaires de « Bombus terrestris* L. » *en état de castration nutriciale ou accidentelle.*

FIG. **125**. Ouvrière pondeuse, castration nutriciale, coupe transversale d'une chambre où la dégénérescence de l'ovocyte se fait avec intervention de phagocytose de la part des choriogènes; le deutoplasme tend à se coaguler vers le centre en une masse compacte, et les parties périphériques sont encombrées de sphérules hyperchromatiques de toute grandeur, dont beaucoup se montrent disposées en séries radiales correspondant à la direction des cellules épithéliales, ou même se distinguant à leur intérieur; les cellules épithéliales sont très hautes, et s'épuisent insensiblement dans l'ovoplasme sans qu'on puisse y distinguer une membrane apicale; — *f*, épithélium choriogène; — *od*, ovocyte; — *pl*, invagination épithéliale déterminée par le rapetissement du résidu ovocytaire. — Liq. picro-formo-acétique; dessin ramené au gross. 260 [198, 201, 202, 213].

FIG. **126**. Probablement reine normale, castration accidentelle, coupe longitudinale d'une chambre où la résorption de l'ovocyte est accompagnée de phagocytose. — *mb*, membrane basale de l'épithélium choriogène; — *mv*, lambeaux de membrane vitelline brassés avec la substance ovoplasmique par la musculature externe (l'un des trois sortait en réalité du champ); — *od*, résidu ovoplasmique; — *ra*, région apicale des cellules choriogènes; ces cellules, qui étaient isodiamétrales au moment où l'ovocyte a été frappé (formation de la membrane vitelline), sont devenues cylindriques et phagocytent activement les matériaux dérivés de l'ovoplasme; les matériaux absorbés tendent à se réunir dans de vastes vésicules, dans lesquelles les plus denses apparaissent comme des boules ou des ellipsoïdes de même chromaticité que les corpuscules vitellins; les noyaux, assez riches en chromatine, sont souvent déformés par les vésicules; les membranes latérales sont très distinctes, les apicales très délicates. — FLEMMING; gross. : 500 [198, 201].

FIG. **127**. Ouvrière pondeuse, castration nutriciale, même ovaire que FIG. **125**, coupe transversale d'une chambre où l'ovocyte *od* est devenu malade tardivement, lorsque la membrane vitelline allait se former; il se résorbe progressivement sans intervention phagocytaire de l'épithélium; le rapetissement détermine la production d'invaginations épithéliales pl_1, pl_2. - Dessin ramené au gross. 260 [201, 202, 213].

FIG. **128**. Ouvrière pondeuse, castration nutriciale, coupe transversale d'une chambre où la résorption de l'ovocyte s'achève sur place sans phagocytose; les restes de la membrane vitelline, rompue et très tourmentée (grosses lignes serpentiformes), l'état simplement granuleux de l'ovoplasme résiduel où plongent ces restes indiquent que les phénomènes ont débuté un peu plus tard que pour l'œuf de la FIG. **127**; au lieu de déterminer des plis internes, la réduction de volume a occasionné un allongement radial et une contraction latérale des épithéliales, qui donnent à l'en-

semble l'aspect d'un épithélium intestinal plus ou moins festonné. — Liq. picro-formo-acétique; même gross. [198, 201].

FIG. **129**. *Cyrtophlebia ruricola* MEIG., mouche morte probablement intoxiquée (rétention de la ponte), coupe transversale d'une chambre où l'ovocyte a succombé après la formation de la membrane vitelline *mv* et se résorbe, la réduction de volume amenant dans cette enveloppe la production de plis *pl*, auxquels l'épithélium choriogène *f* ne prend pas part; le contenu n'est pas dessiné, seuls de volumineux cristaux, qui témoignent des transformations simplificatrices des produits dérivés de l'ovoplasme, sont représentés. — Dessin ramené au gross. 500 [213].

FIG. **130-131**. *Phénomènes histopathologiques dans les ovaires de « Forficula auricularia »* L. *en état de castration indirecte accidentelle.*

FIG. **130**. Coupe d'une chambre où l'ovocyte et la nourricière sont à peu près totalement résorbés; l'épithélium est transformé en un massif cellulaire conjonctivoïde de texture assez lâche, dans lequel une lacune centrale et quelques blocs d'une matière dense, très colorable, rappellent les derniers stades de la résorption de l'ovocyte et de la nourricière; le tout est enfermé dans la membrane basale de l'épithélium, anhiste et très colorable dont les nombreuses invaginations témoignent de la constriction extérieure qui agissait durant la résorption, et a contribué pour une grande part à la mise en monceau des cellules épithéliales. — Alcool formo-acétique (MOREL-DALOUS); dessin ramené au gross. 250 [203].

FIG. **131**. Même ovaire, coupe d'une chambre frappée au même stade, où la résorption des cellules de la lignée sexuelle est beaucoup moins avancée. — *f*, épithélium déjà disposé en une formation massive, sorte de tissu vacuoleux développé surtout en arrière et dans l'espace anguleux compris entre l'ovocyte et la cellule nourricière; — *od*, résidu de l'ovocyte, masse coagulée où de grosses bulles ont été laissées par la disparition d'enclaves probablement graisseuses; — *rt*, résidu de la nourricière, ensemble de blocs arrondis, homogènes, très colorables, se détachant sur un fond vacuoleux moins colorable. — Même gross. [203].

TABLE ANALYTIQUE DES MATIÈRES.

Introduction 7

Première section : Enveloppes de l'œuf et formations qui en dépendent.

CHAPITRE I

Données générales sur les enveloppes de l'œuf.

A. Membrane vitelline 9
Définition, existence chez les Muscides. 9
Premier rudiment et modifications subséquentes 11
Provenance 13
Membrane vitelline et *endochorion* 16
B. Chorion 18
Structure définitive dans les espèces où son épaisseur demeure très faible . 18
Structure définitive dans les espèces où il devient très épais et rigide . . 21
Développement 22
Y a-t-il lieu de distinguer un *exochorion* et un *endochorion ?* . . . 25
A propos des canaux-pores 25

CHAPITRE II.

Les formations adhésives du chorion dans les œufs destinés à être collés sur un support.

A. État de la question et revision des données de la littérature relatives au collage . 27
B. Chorion de la face ventrale dans les œufs où cette face est adhésive . . 30
Type de *Tricholyga* 31
Type de *Winthemyia* 34
Type de *Nemorilla* 35
Type de *Gymnosoma* 37
Résumé 40
C. Les pédoncules fixateurs dépendant du chorion chez les diptères . . 41
D. Surfaces adhésives et appendices adhésifs chez les hyménoptères . . . 45
Surface adhésive dans l'œuf d'abeille 46
Appendice suspenseur chez les *Eumenidae* 46
E. Le « Eistigma » des Pédiculides et des Mallophages en regard de la couche en gâteau d'abeilles de *Gymnosoma* 49

CHAPITRE III.

Appareil micropylaire chez les Muscides à larves entomobies.

A. Étude extérieure du micropyle proprement dit ou ectomicropyle . . . 52
B. Étude extérieure du conducteur micropylaire 54
C. Ensemble de l'appareil micropylaire d'après le développement . . . 57
a. Définition des cellules maternelles intervenant dans sa formation *(cellules micropylaires)* 57
b. Leurs modifications antérieures à la formation de l'entomicropyle et du conducteur, ou contemporaines de leur apparition 59
c. Entomicropyle 60
d. Conducteur micropylaire 65
e. Ectomicropyle 68
1 Cas où le chorion demeure tout à fait mince *(Compsilura)* . . 68
2. Cas où, bien que mince, il est nettement structuré *(Fausta)* . 69
3. Cas de *Carcelia* 70
f. Coup d'œil d'ensemble 72
1. Remarques sur l'origine. 72
2. Remarques sur les parties constitutives 73
g. Rapprochement avec les Muscides communes . . . 74
h. Rapprochement avec les Mellifères 76
i. Revision des données bibliographiques (Meissner, Stuhlmann, Henking, Lowne, Gross) 79
D. Entrée des spermies 85
a. Données directes de l'observation 85
b. Leur discussion; polyspermie 86

CHAPITRE IV.

Dispositifs respiratoires dans le chorion.

A. Considérations générales 92
a. Le chorion en tant que porteur du système respiratoire de l'embryon . 92
b. Pneumatisation des dispositifs respiratoires dans les œufs à développement extra-utérin 93
c. Pneumatisation des dispositifs respiratoires dans les œufs à développement intra-utérin 94
α. Mécanisme de la substitution de l'air gazeux aux liquides aérés 94
β. Circonstances concomitantes 96
B. Cryptes respiratoires 99
a. Quelques descriptions concrètes 100
α. Chez *Gymnosoma* 100
β. Chez *Winthemyia* 102
γ. Chez *Meigenia* 102
δ. Chez *Tricholyga* 104
b. Idée synthétique de la constitution et du développement . . . 105
c. Cryptes rudimentaires et plages respiratoires. 106
C. Autres formes des dispositifs respiratoires 107
D. Rapprochements avec les données de la littérature 109

a. A propos de l'aptitude générale du chorion aux échanges respiratoires . 109
b. A propos des organes respiratoires différenciés dans le chorion . . 110
1. Organes appendiculaires 110
2. Gouttière dorsale et ailerons 111
3. Accessoires du chorion réductibles à des cryptes respiratoires ou à des plages respiratoires 113
4. Appareil pneumatique des Muscides larvipares 113

Deuxième section : Dégâts parasitaires indirects.

Introduction 115

CHAPITRE I.

Dégâts indirects n'intéressant pas l'appareil reproducteur.

A. Épuisement parasitaire des réserves graisseuses 117
B. Arrêt du corps adipeux à un stade inférieur de l'ontogénèse (néoténie parasitaire) . 119
C. Ralentissement ou accélération de l'ontogénèse en général 121
D. Accélération des phénomènes préparatoires à la nymphose 123
Simples remarques sur la débilitation musculaire et quelques malformations d'origine parasitaire 124

CHAPITRE II.

Dégâts indirects atteignant la fonction reproductrice, castration parasitaire indirecte.

A. Historique et bibliographie 125
B. Aperçu général des phénomènes d'après le matériel utilisé dans le présent travail.
a. Remarques sur les actes instinctifs qui sont en relation avec la fonction reproductrice 135
b. Remarques sur les caractères sexuels secondaires 135
c. Castration parasitaire proprement dite ou altération des gonades . . 137
α. Chez un hôte non adulte 138
β. Chez un hôte adulte. 139
C. Données sur le cas particulier de *Forficula auricularia* infesté par des Grégarines . 142
D. Étude cytologique de la castration parasitaire indirecte chez le mâle de *Forficula* parasité par un Mermithide et par la larve de *Bigonichæta setipennis* . . 145
a. Forme atrophique de la castration 145
α. Dégénérescences 145
1. Dans les éléments au repos 145
2. Dans les éléments en mouvement caryocinétique . . . 148
β. Anomalies évolutives. 148
1. Variabilité chromosomique (?) 149
2. Éléments géants 150
γ. Retard évolutif 156

b. Forme nécrotique de la castration (dégénérescences rapides et tendant à se généraliser) 156
α. Remarques générales. 156
β. Données sur les cellules sexuelles 158
γ. Données sur les cellules de cyste 161
E. Étude cytologique de la castration parasitaire indirecte chez la reine de *Bombus terrestris* hébergeant des *Sphærularia* 163
a. Remarques générales 163
b. Données sur les ovocytes 166
c. Données sur les nourricières 168
α. Anomalies atrophiques 168
1. Formation de syncytiums 169
2. Admission de noyaux épithéliaux 169
3. Amputation de lobes cytoplasmiques internes; interprétation générale des noyaux polymorphes 170
β. Phénomènes nécrotiques 175
d. Données sur les cellules épithéliales 177
F. Castration parasitaire chez la reine de *Bombus terrestris* hébergeant des larves d'hyménoptère 180
a. Symptômes paraissant tenir à la soudaineté et à l'époque tardive des emprunts nocifs 181
1. Les chambres sont frappées sans ordre 181
2. L'enveloppe musculo-trachéolaire se contracte sur son contenu résiduel en le déformant 182
b. Symptômes de contagion cytopathologique chez des éléments d'espèces différentes 182
c. Variabilité dans le sort de l'épithélium choriogène 183
1. Destruction totale précoce 183
2. Destruction partielle 183
3. Persistance avec ou sans phagocytose. 184

CHAPITRE III.

La castration parasitaire est-elle un phénomène « sui generis » ? Altérations non parasitaires de la gonade femelle chez divers insectes.

A. Altérations chez les Muscides à larves entomobies 186
a. Aperçu des conditions générales dans lesquelles les ovaires sont trouvés en état de souffrance 186
α. Sénilité seule ou compliquée d'intoxication. 186
β. Conditions défavorables du développement post-embryonnaire . . 187
γ. Intoxication dans la rétention forcée d'une ponte . . . 188
δ. Conditions accidentelles non déterminées 189
b. Données cytopathologiques. 189
α. Sur les ovocytes 189
β. Sur les nourricières 190
γ. Sur les épithéliales 191
δ. Sur les grandes cellules calicinales (pédonculaires) de *Cyrtophlebia elata*. 194

B. Dégénérescences chez *Bombus* et *Apis* . . 190
a. Remarques sur les conditions auxquelles correspondent les cas étudiés . 190
b. Données cytopathologiques 197
α. Sur les ovocytes 197
β. Sur les cellules nourricières 199
γ. Sur l'épithélium 200
C. Altérations chez *Forficula*. 202
D. Examen de quelques données de la littérature sur les dégénérescences non parasitaires dans les gonades 206
a. Données sur les dégénérescences précoces 206
b. Données sur les dégénérescences tardives 207
E. La question des invaginations de l'épithélium choriogène 211
F. Résumé comparatif. Conclusion. 214
1. Castration parasitaire dans les deux sortes de gonades . . . 214
2. Castration parasitaire et castration non parasitaire dans la gonade femelle . 214
3. Conclusion 215

NOTE ADDITIONNELLE.

Quelques observations de caryopathologie 217

Résumé et conclusions principales. 221

APPENDICE.

I. Sur l'influence parasitique des « Mermithidae » et des « Glugeidae » d'après STRICKLAND 243
II. Notes complémentaires concernant la forficule.
a. Genèse des lobes nucléaires dans les cellules nourricières . . . 245
b. Biologie, cycle évolutif 246
c. Influence de la captivité 249
d. Sur la parasitation par les grégarines 251

Liste bibliographique 253
Explication des planches 261
Table des matières . . . 285

Planche I

Plate Iv II

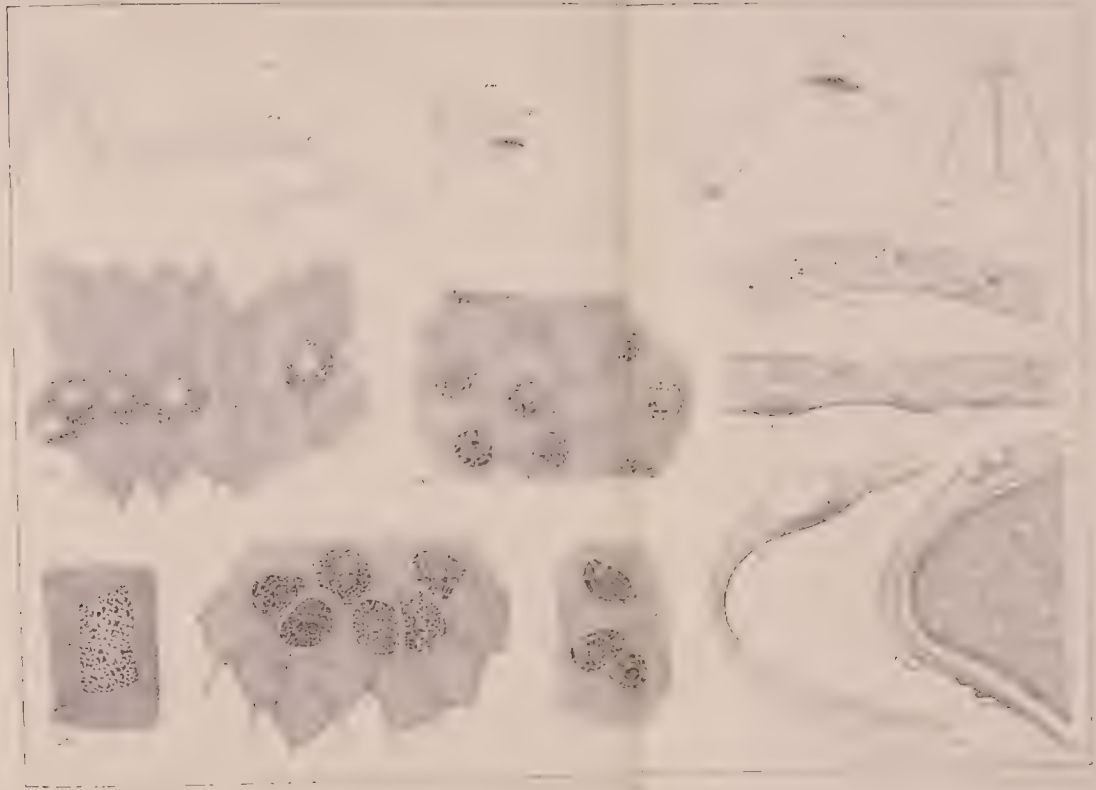
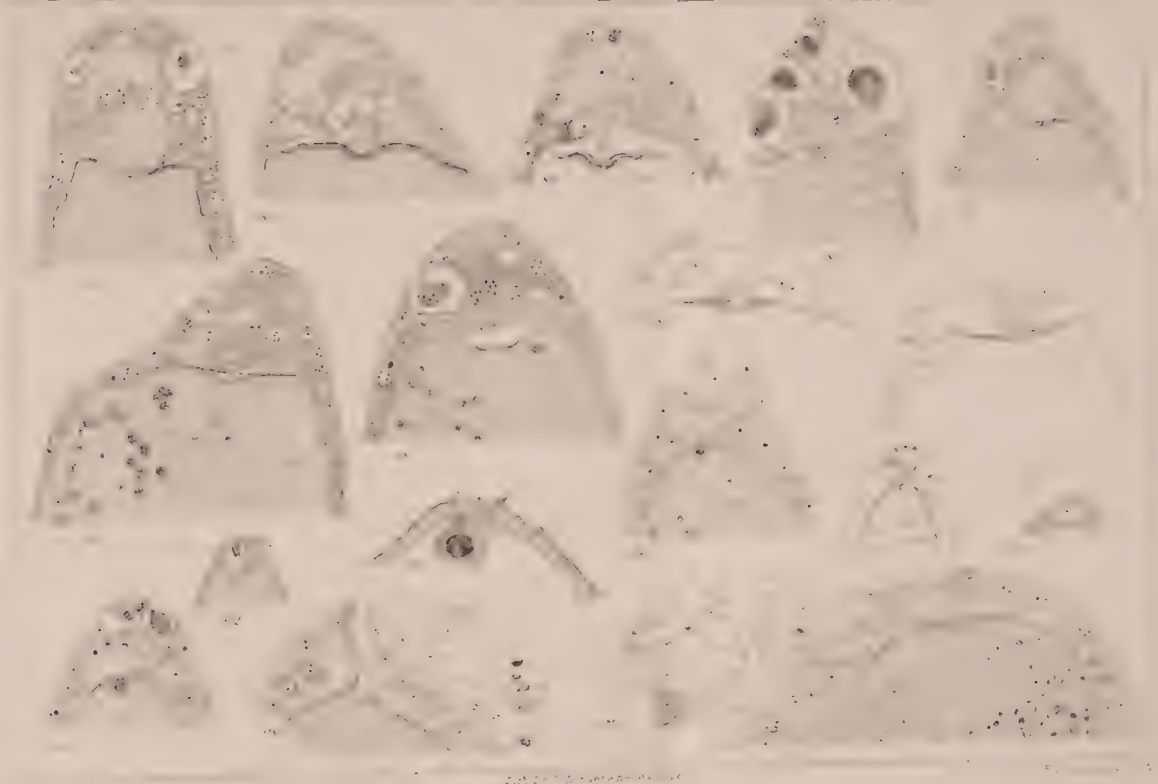


Planche III.

Planche II.



SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00722 7036